22101449358

Med
K10854

W. S. Halliburton

ALLGEMEINE PHYSIOLOGIE.

EIN GRUNDRISS DER LEHRE VOM LEBEN

VON

MAX VERWORN,

DR. MED. ET PHIL.,
PROFESSOR DER PHYSIOLOGIE UND DIREKTOR DES PHYSIOLOGISCHEN INSTITUTS
DER UNIVERSITÄT GÖTTINGEN.

MIT 300 ABBILDUNGEN.

VIERTE, NEU BEARBEITETE AUFLAGE.

JENA,
VERLAG VON GUSTAV FISCHER.
1903.

6853602

WELLCOME INSTITUTE LIBRARY
Coll. welMOmec
Call No.

DEM ANDENKEN

AN

JOHANNES MÜLLER

DEN MEISTER DER PHYSIOLOGIE

WIDMET

DIESE BLÄTTER

EIN PHYSIOLOGE.

Digitized by the Internet Archive
in 2016

https://archive.org/details/b28095637

Vorwort zur ersten Auflage.

Der Elementarbestandteil aller lebendigen Substanz und das Substrat aller elementaren Lebenserscheinungen ist die Zelle. Wenn daher die Physiologie in der Erklärung der Lebenserscheinungen ihre Aufgabe sieht, so kann — das liegt auf der Hand — die allgemeine Physiologie nur eine Zellularphysiologie sein.

Die Entwicklung der modernen Physiologie ist an einem Punkte angelangt, wo ihre Probleme mehr und mehr beginnen, mit Entschiedenheit eine Verfolgung in der Zelle zu fordern. Immer deutlicher zeigt sich uns in der physiologischen Forschung die Tatsache, dafs die allgemeinen Probleme des Lebens bereits in der Zelle enthalten sind, dem elementaren Substrat, das allem Leben auf der Erdoberfläche zu Grunde liegt. Dieser Umstand erweckte in mir die Absicht, die allgemeinen Probleme und Tatsachen, Theorien und Hypothesen vom Wesen des Lebens, die bisher nie eine ausführlichere Zusammenfassung erfahren hatten, nach zellularphysiologischen Gesichtspunkten in einheitlicher Weise zu bearbeiten, um so den Grundrifs eines Gebietes zu entwerfen, in das sämtliche Zweige der speziellen Physiologie einmünden. Ich habe daher im vorliegenden Buche den Versuch gemacht, die allgemeine Physiologie als allgemeine Zellularphysiologie zu behandeln.

Indem ich dieses Unternehmen dem Andenken Johannes Müllers widmete, wollte ich nicht blofs dem Danke Ausdruck geben, den wir alle dem Wirken unseres erhabenen Meisters in der Physiologie schuldig sind, ich wollte vor allem den Standpunkt damit andeuten, den ich stets in meiner Forschung mit Energie zu vertreten bestrebt war: das ist der vergleichend-physiologische Standpunkt Johannes Müllers. Die vergleichende Behandlungsweise physiologischer Probleme, welche die Forschung unseres Meisters so aufserordentlich fruchtbar gestaltete, ist leider nach seinem Tode der Physiologie, als sie sich mehr und mehr in die speziellen Probleme des menschlichen Körpers vertiefte, abhanden gekommen. Allein jetzt, wo sich immer mehr zeigt, dafs der Umfang des gebräuchlichen Arbeitsmaterials zu eng wird für die Ausdehnung, welche die physiologischen Probleme auch auf diesen Gebieten anzunehmen beginnen, verlangt die Physiologie wieder dringender nach einer vergleichenden Behandlung, um schiefen und falschen Verallgemeinerungen aus dem Wege zu gehen und sich freier weiterzuentwickeln. Aus diesem Grunde scheint es mir unerläfslich, auf die Forschungsweise Johannes Müllers zurückzugreifen, und aus diesem Grunde widmete ich die folgenden Blätter den Manen des grofsen Physiologen.

Der Plan des vorliegenden Buches nahm zuerst festere Gestalt an auf einer Studienreise, die ich im Jahre 1890 zum Zwecke vergleichend-physiologischer Untersuchungen nach verschiedenen Punkten des Mittelmeeres und des Roten Meeres unternahm. Meine Universitätsvorlesungen in Jena boten mir nach meiner Rückkehr Gelegenheit, das Material zum ersten Male im Zusammenhang darzustellen. Trotzdem blieb mir die Hauptmasse der Arbeit noch übrig, als ich im Sommer 1892 mit dem Manuskript des Buches begann. Obwohl ich mich seit nahezu zehn Jahren vorwiegend mit den Problemen der allgemeinen Physiologie beschäftigt und mich in einer Reihe von Arbeiten bemüht habe, Beiträge zur Lösung allgemein-physiologischer Fragen zu liefern, so war doch mit dem Zusammenschaffen, Nachprüfen, Auswählen, Vervollständigen und Anordnen des vielfach sehr zerstreuten Materials eine so grofse Arbeit verbunden, dafs das Buch nur langsam vorwärtsrückte. Dabei waren die Empfindungen, die mich während der Abfassung der einzelnen Abschnitte begleiteten, sehr wechselnd. Vielfach stellten sich Momente der Sorge ein, ob der Erfolg im einzelnen der Begeisterung und Liebe, mit der das Ganze unternommen war, entsprechen würde. Allein, hier kann nur die Kritik der Fachgenossen die Entscheidung treffen. Es liegt auf der Hand, dafs ein Buch, welches ein bisher nie einheitlich behandeltes Material zum ersten Male unter bestimmten Gesichtspunkten zu einem eigenen Gebiete zusammenfafst, nicht gleich bei seinem ersten Erscheinen etwas Vollkommenes bieten kann. Ich gebe mich daher nicht der Illusion hin, dafs mir auch das nur annähernd gelungen sei. Vielmehr bin ich fest überzeugt, dafs sich hier und dort mancherlei Fehler und Irrtümer eingeschlichen haben, die ich meine Fachgenossen freundlichst zu verbessern bitte.

Eine besondere Genugtuung aber hat es mir gewährt, dafs einer meiner amerikanischen Fachgenossen, Prof. Frederic S. Lee aus Neuyork, in einem Vortrage auf der Versammlung amerikanischer Naturforscher und Ärzte gleichzeitig mit mir dieselben Ideen über die Forderungen der modernen Physiologie entwickelt hat, wie sie im ersten Kapitel dieses Buches von mir ausführlich begründet und bereits an anderen Orten, hauptsächlich aber in einem Artikel des „Monist“ (Chicago) ausgesprochen worden sind.

Bei der Darstellung des Stoffes wurde hauptsächlich Wert auf eine leichtverständliche und nicht allzu ermüdende Sprache gelegt. Diese Forderung tritt immer auf, wenn man die in einem Buche niedergelegten Ideen einem weiteren Leserkreise zugängig machen will. Das war hier der Fall. Ich wollte ein Buch schreiben, das sich zwar zunächst an meine engeren Fachgenossen wendet und ihnen neben einigen neuen Tatsachen und Ideen vor allem eine Zusammenfassung des bisher zerstreuten Materials bieten sollte, aber zugleich ein Buch, das jedem naturwissenschaftlich gebildeten Leser, der sich für den Gegenstand interessiert, sei er Arzt oder Philosoph, sei er Botaniker oder Zoolog, einen Überblick über die Probleme und Tatsachen, Theorien und Hypothesen des Lebens geben sollte, ein Buch schliefslich, das den Studenten der Medizin und Naturwissenschaft in das Wesen der allgemeinen Physiologie einführen und ihm die für sein Studium wichtigen theoretischen Vorstellungen dieses Gebietes liefern sollte. Es war schwierig, dieser vielseitigen Absicht gerecht zu werden, und nur dann möglich, wenn eine Sprache zur Verwendung kam, die jedem Gebildeten verständlich ist. Inwieweit es mir gelungen ist, meine

Absicht zu erreichen und für so verschiedene Ansprüche etwas Brauchbares zu liefern, kann nur das Urteil des Lesers entscheiden, den ich um eine nachsichtige Kritik ersuche.

Schliefslich fühle ich mich verpflichtet, allen meinen Freunden, die an der Entstehung, Entwicklung und Vollendung meines Planes einen regen Anteil genommen haben, sowie besonders Herrn Gustav Fischer, der mir bei dem Verlage und der Ausstattung des Buches mit grofser Liberalität entgegengekommen ist, meinen verbindlichsten Dank zu sagen.

London, den 4. November 1894.

Der Verfasser.

Vorwort zur zweiten Auflage.

Indem ich die zweite Auflage der Öffentlichkeit übergebe, drängt es mich vor allem, meinen wärmsten Dank auszusprechen für die überaus günstige Aufnahme, welche das Buch bei seinem Erscheinen von seiten der Leser und speziell von seiten der Kritik gefunden hat. Besonders bin ich auf das freudigste überrascht gewesen durch die Wahrnehmung, dafs die allgemeine Physiologie nicht blofs in den Kreisen der theoretischen Naturforschung, sondern grade auch in den Kreisen der praktischen Medizin das lebhafteste Interesse und die reichste Anerkennung geerntet hat, wie mir nicht nur die zahlreichen brieflichen und mündlichen Zustimmungen, sondern vor allem die Kritik der Fachzeitschriften des In- und Auslandes gezeigt haben. Ich erblicke darin mit grofser Genugtuung ein Zeichen, dafs die praktische Medizin unserer Zeit die eminente Bedeutung richtig erkannt hat, welche die allgemein-physiologischen Erfahrungen über das Leben der Zelle für das Verständnis der physiologischen und pathologischen Ercheinungen im Zellenstaat des menschlichen Körpers besitzen. In dieser Ansicht werde ich um so mehr bestärkt, als ich mit besonderer Freude konstatieren kann, dafs die Zahl der zellularphysiologischen Arbeiten sich in den letzten Jahren ungewöhnlich gesteigert hat. Ich bin daher bemüht gewesen, in der zweiten Auflage die wichtigeren unter den neuen Erscheinungen zu berücksichtigen. Leider habe ich dabei in Rücksicht auf den Umfang des Buches manches Neue kürzer behandeln müssen, als es mir lieb war, und manches Alte einschränken müssen, was in der ersten Auflage einen breiteren Raum einnahm, aber ich glaube dennoch durch Einfügung einer beträchtlichen Zahl neuer Figuren und Ersetzung mangelhafter durch bessere die lebendige Anschauung wesentlich erleichtert zu haben. Im übrigen gebe ich mich auch bei dieser zweiten Auflage nicht der Illusion hin, dafs sie frei wäre von Fehlern und Mängeln; aber ich denke, dafs jeder objektive Kritiker die grofsen Schwierigkeiten bei der Behandlung eines so ausgedehnten Materials anerkennen und die Irrtümer nachsichtig beurteilen wird. Für den freundlichen Hinweis auf einzelne Mängel und Irrtümer in der ersten Auflage bin ich meinen Kritikern aufrichtig zu Dank verpflichtet. Ich habe mich

bemüht, dieselben, soweit es sich um tatsächliche Fehler handelte, in dieser Auflage zu berichtigen und, soweit dabei Auffassungs- oder Standpunktsdifferenzen zu Grunde lagen, dieselben nach bestem Wissen und Gewissen zu würdigen.

Eine englische sowie eine italienische Übersetzung der „Allgemeinen Physiologie“ sind im Erscheinen begriffen. Eine russische Ausgabe ist bereits vor längerer Zeit erschienen, doch sehe ich mich leider genötigt, die Verantwortung für die letztere durchaus abzulehnen, da dieselbe gänzlich ohne mein Vorwissen publiziert worden und bisher weder meinem Herrn Verleger noch mir zu Gesicht gekommen ist.

Schliefslich möchte ich nicht unterlassen, Herrn Dr. Gustav Fischer auch für seine liebenswürdige Mühe wegen der zweiten Auflage meinen wärmsten Dank zu sagen.

Jena, physiologisches Institut der Universität, im Juni 1897.

Der Verfasser.

Vorwort zur dritten Auflage.

Als im Sommer 1900 der Druck einer dritten Auflage der „Allgemeinen Physiologie“ notwendig wurde, war ich leider nicht sogleich in der Lage, die Herausgabe derselben in Angriff zu nehmen, und als ich dann im Herbst die Zeit dazu fand, stellte sich heraus, dafs einzelne Abschnitte doch infolge des inzwischen wieder bedeutend angewachsenen Materials eine Erweiterung und teilweise Umarbeitung erforderten, die eine beträchtliche Zeit in Anspruch nahm. Leider war ich auch durch anderweitige dringende Arbeiten mehrmals gezwungen, die Neubearbeitung des Buches zeitweilig zu unterbrechen. So kam es, dafs sich die Herausgabe der dritten Auflage über Gebühr verzögert hat und dafs das Buch mehr als ein halbes Jahr lang vergriffen war.

Ich habe mich bemüht, auch bei dieser Auflage den Umfang des Buches seinem Zwecke entsprechend möglichst wenig zu vergröfsern. Wenn sich trotzdem eine Erweiterung von beinahe zwei Bogen, sowie eine Vermehrung der Abbildungen bei der Neubearbeitung ergeben hat, so liegt das daran, dafs die Fülle selbst des wichtigen Materials im Laufe der drei seit dem Erscheinen der zweiten Auflage verflossenen Jahre eine ganz gewaltige geworden ist. Es wird an allen Ecken und Enden in der allgemeinen Physiologie gearbeitet, denn die allgemeinen Fragen der Wissenschaft haben in den letzten Jahren nach einer gewissen Periode der Vernachlässigung wieder angefangen, ein erhöhtes und ausgedehnteres Interesse für sich in Anspruch zu nehmen. Leider konnte selbstverständlich nicht alles Wünschenswerte in dem engen Rahmen des Buches Aufnahme finden. Wenn daher manches Wichtige nur kurz berührt oder vielleicht ganz unberücksichtigt geblieben ist, so bitte ich, das damit zu entschuldigen, dafs ich bestrebt war, die Grenzen des Buches und damit seinen ursprünglichen Zweck und Charakter durchaus zu wahren. Das Buch

würde seinen Zweck verfehlen und würde seine Brauchbarkeit zum grofsen Teile einbüfsen, wenn es zu einer trockenen Materialsammlung auswüchse, die bei dem ungeheuren Umfang des Gebietes der allgemeinen Physiologie ja doch immer ein unvollständiges Stückwerk bleiben müfste. Das Buch soll orientieren und anregen.

Bei der mühevollen und undankbaren Arbeit des Korrekturlesens haben mich Herr cand. med. Pütter aus Breslau und Herr Dr. Klimmer aus Dresden in liebenswürdigster Weise unterstützt. Ich möchte beiden Herren an dieser Stelle für die grofse Mühe und Arbeit, welche sie dem Buche gewidmet haben, meinen wärmsten Dank aussprechen.

Von Übersetzungen sind nunmehr die englische, französische, russische und italienische erschienen. Bei der italienischen haben sich aber leider so ungemein viel Druck- und vor allem Sinnfehler eingeschlichen, dafs manche Teile derselben dadurch fast unbrauchbar geworden sind.

Indem ich schliefslich auch für die Herausgabe dieser dritten Auflage meinem hochverehrten Freunde, Herrn Verlagsbuchhändler Dr. Gustav Fischer in Jena meinen wärmsten Dank sage, übergebe ich das Buch hiermit zum dritten Male seinen Lesern.

Göttingen, physiologisches Institut der Universität, im Mai 1901.

Der Verfasser.

Vorwort zur vierten Auflage.

Der Druck der vierten Auflage, welcher diesmal bereits anderthalb Jahre nach dem Erscheinen der letzten Auflage notwendig wurde, hat sich leider wiederum über Gebühr in die Länge gezogen. Bei der schnellen Aufeinanderfolge der Auflagen, deren Neubearbeitung und Drucklegung jedesmal eine beträchtliche Zeit erfordert, habe ich mich daher in Übereinstimmung mit dem Herrn Verleger entschlossen, die neue Auflage in einer etwas gröfseren Zahl von Exemplaren zu drucken als bisher.

Das Material ist trotz der kurzen Zeit, die seit dem Erscheinen der dritten Auflage verflossen ist, doch wieder so bedeutend angewachsen, dafs ich mich an verschiedenen Stellen zu Erweiterungen und Änderungen entschlossen habe, die ich, um den Umfang des Buches nicht allzusehr auszudehnen, durch Verkürzungen an einigen weniger wichtigen Stellen des Buches zu kompensieren bemüht war. Ich habe natürlich auch diesmal wieder nur das Wichtigste aus der Fülle des neuen Materials berücksichtigen können. Der Zufluſs des Interesses zu den allgemeinen Fragen der Physiologie ist jetzt ein so mächtiger geworden, dafs es nicht mehr möglich ist, selbst manche von den interessanteren Ergebnissen in den begrenzten Rahmen eines orientierenden Buches mitaufzunehmen. Dem Leser, der sich tiefer in die einzelnen Fragen der allgemeinen Physiologie und ihre jüngste Behandlung versenken will, habe ich durch die Begründung der „Zeitschrift für allgemeine Physiologie“ (Verlag von

Gustav Fischer in Jena) seit vorigem Jahre eine Sammelstelle zu bieten unternommen, an der er in Originaluntersuchungen, Sammelreferaten und Besprechungen der wichtigeren anderweitig erschienenen Einzelarbeiten sich einen Überblick verschaffen kann über die Arbeit, welche in unserer Zeit auf dem Gebiete der allgemeinen Physiologie geleistet wird. So bietet die Zeitschrift in gewisser Weise eine Ergänzung und Erweiterung des vorliegenden Buches über seinen begrenzten Rahmen hinaus.

Bei der Neubearbeitung der vierten Auflage haben mich mehrere Herren durch ihre freundliche Unterstützung zu grofsem Dank verpflichtet. Herr Geheimrat Prof. Dr. A. von Baeyer in München und Herr Prof. Dr. Coehn in Göttingen waren so liebenswürdig, mir in Bezug auf den chemischen resp. physikalisch-chemischen Teil des Buches einige zweckmäfsige Änderungen vorzuschlagen. Herr Prof. Dr. Rhumbler hat die grofse Freundlichkeit gehabt, den Abschnitt über die Mechanik des Zellteilungsvorganges (pag. 571—581 der neuen Auflage) auf Grund der neusten Untersuchungen auf diesem Gebiet, an denen er durch seine eigenen Arbeiten in erster Linie beteiligt ist, selbst einer erweiternden Bearbeitung zu würdigen. Schliefslich hat mich Herr Dr. Pütter auch bei den Korrekturen dieser Auflage wieder in aufopferndster Weise unterstützt. Indem ich allen diesen Herren, die mir bei der Herausgabe der neuen Auflage in so liebenswürdiger Weise behilflich gewesen sind, sowie auch meinem verehrten Freunde Herrn Verlagsbuchhändler Dr. Gustav Fischer an dieser Stelle meinen wärmsten Dank sage, übergebe ich diese vierte Auflage der „Allgemeinen Physiologie“ ihren Lesern.

Göttingen, physiologisches Institut, Juli 1903.

Der Verfasser.

Inhaltsverzeichnis.

Seite

Erstes Kapitel: Von den Zielen und Wegen der physiologischen Forschung 1

I. Das Problem der Physiologie 2

II. Die Entwicklungsgeschichte der physiologischen Forschung 7

A. Die älteste Zeit 7. — B. Das Zeitalter Galens 9. — C. Das Zeitalter Harveys 12. — D. Das Zeitalter Hallers 16. — E. Das Zeitalter Johannes Müllers 20.

III. Die Methodik der physiologischen Forschung 29

A. Das bisherige Ergebnis der physiologischen Forschung 29. — B. Das Verhältnis der Psychologie zur Physiologie 31. 1. Die Frage nach den Grenzen des Naturerkennens 31. 2. Körperwelt und Psyche 34. 3. Psychomonismus 41. — C. Der Vitalismus 45. — D. Zellularphysiologie 50.

Zweites Kapitel: Von der lebendigen Substanz 59

I. Die Zusammensetzung der lebendigen Substanz 60

A. Die Individualisation der lebendigen Substanz 61. 1. Die Zelle als Elementarorganismus 61. 2. Allgemeine und spezielle Zellbestandteile 69. 3. Mehrkernige Zellen und Syncytien 77. — B. Die morphologische Beschaffenheit der lebendigen Substanz 80. 1. Form und Gröfse der Zelle 80. 2. Das Protoplasma 85. a. Die geformten Bestandteile des Protoplasmas 87. b. Die Grundsubstanz des Protoplasmas 90. 3. Der Zellkern oder Nukleus 94. a. Die Gestalt des Zellkerns 94. b. Die Substanz des Zellkerns 96. c. Die Struktur des Zellkerns 98. — C. Die physikalischen Eigenschaften der lebendigen Substanz 99. 1. Die Konsistenz der lebendigen Substanz 99. 2. Das spezifische Gewicht der lebendigen Substanz 103. 3. Die optischen Eigenschaften der lebendigen Substanz 104. — D. Die chemischen Eigenschaften der lebendigen Substanz 105. 1. Die organischen Elemente 105. 2. Die chemischen Verbindungen der Zelle 108. a. Die Eiweifskörper 109. b. Die Kohlehydrate 118. c. Die Fette 122. d. Die anorganischen Bestandteile der lebendigen Substanz 123. e. Die Verteilung der Stoffe auf Protoplasma und Kern 124.

Seite

II. Lebendige und leblose Substanz 127
A. Organismen und anorganische Körper 127. 1. Morphologische Unterschiede 127. 2. Genetische Unterschiede 129. 3. Physikalische Unterschiede 131. 4. Chemische Unterschiede 133. — B. Lebendige und leblose Organismen 135. 1. Leben und Scheintod 135. 2. Leben und Tod 142.

Drittes Kapitel: Von den elementaren Lebenserscheinungen 147

I. Die Erscheinungen des Stoffwechsels 149
A. Die Aufnahme von Stoffen 149. 1. Die Nahrungsstoffe 149. 2. Der Modus der Nahrungsaufnahme von seiten der Zelle 153. — B. Die Umsetzung der aufgenommenen Stoffe 161. 1. Extrazellulare und intrazellulare Verdauung 161. 2. Die Enzyme und ihre Wirkungsweise 166. 3. Assimilation und Dissimilation 172. a. Assimilation 172. b. Dissimilation 176. — C. Die Abgabe von Stoffen 180. 1. Der Modus der Stoffabgabe von seiten der Zelle 181. 2. Sekret- und Exkretstoffe 185. a. Sekrete 185. b. Exkrete 188.

II. Die Erscheinungen des Formwechsels 192
A. Die phylogenetische Entwicklungsreihe 193. 1. Die Vererbung 194. 2. Die Anpassung 197. — B. Die ontogenetische Entwicklungsreihe 203. 1. Wachstum und Fortpflanzung 204. 2. Die Formen der Zellteilung 207. a. Die direkte Zellteilung 207. b. Die indirekte Zellteilung 208. 3. Die Befruchtung 214. 4. Die Entwicklung des vielzelligen Organismus 220.

III. Die Erscheinungen des Energiewechsels 224
A. Die Formen der Energie 224. — B. Die Einfuhr von Energie in den Organismus 228. 1. Zufuhr chemischer Energie 229. 2. Zufuhr von Licht und Wärme 233. — C. Die Energieproduktion des Organismus 234. 1. Die Produktion mechanischer Energie 235. a. Passive Bewegungen 236. b. Bewegungen durch Quellung der Zellwände 238. c. Bewegungen durch Veränderung des Zellturgors 241. d. Bewegungen durch Veränderung des spezifischen Gewichts 244. e. Bewegungen durch Sekretion 247. f. Bewegungen durch Wachstum 249. g. Bewegungen durch Kontraktion und Expansion 249. Die amöboïde Bewegung 250. Die Muskelbewegung 256. Die Flimmerbewegung 263. 2. Die Produktion von Licht 269. 3. Die Produktion von Wärme 273. 4. Die Produktion von Elektrizität 278.

Viertes Kapitel: Von den allgemeinen Lebensbedingungen 289

I. Die jetzigen Lebensbedingungen auf der Erdoberfläche . 291
A. Die allgemeinen äufseren Lebensbedingungen 291. 1. Die Nahrung 291. 2. Das Wasser 297. 3. Der Sauerstoff 299. 4. Die Temperatur 306. 5. Der Druck 313. — B. Die allgemeinen inneren Lebensbedingungen 316.

II. Die Herkunft des Lebens auf der Erde 319
A. Die Theorien über die Herkunft des Lebens auf der Erde 320. 1. Die Lehre von der Urzeugung 320. 2. Die Theorie von den Kosmozoën 322. 3. Preyers Theorie von der Kontinuität des Lebens 324. 4. Pflügers Vorstellung 326. 5. Die Theorien von

Seite

F. J. Allen 326. — B. Kritisches 331. 1. Ewigkeit oder Entstehung der lebendigen Substanz 331. 2. Die Deszendenz der lebendigen Substanz 335.

III. Die Geschichte des Todes 343
A. Die Erscheinungen der Nekrobiose 343. 1. Histolytische Prozesse 344. 2. Metamorphotische Prozesse 353. — B. Die Ursachen des Todes 360. 1. Äufsere und innere Todesursachen 360. 2. Die Frage nach der körperlichen Unsterblichkeit 365.

Fünftes Kapitel: Von den Reizen und ihren Wirkungen 371

I. Das Wesen der Reizung 372
A. Das Verhältnis der Reize zu den Lebensbedingungen 373. 1. Die Reizqualitäten 373. 2. Die Reizintensität 374. 3. Die trophischen Reize 376. — B. Die Reizbarkeit der lebendigen Substanz 378. 1. Der Begriff der Reizbarkeit und die Art der Reizwirkungen 378. 2. Die Dauer der Reizwirkungen 382. 3. Die Reizleitung 385.

II. Die Reizerscheinungen der Zelle 389
A. Die Wirkungen der verschiedenen Reizqualitäten 390. 1. Die Wirkungen chemischer Reize 390. a. Erregungserscheinungen 391. b. Lähmungserscheinungen 397. 2. Die Wirkungen mechanischer Reizung 405. a. Erregungserscheinungen 405. b. Lähmungserscheinungen 415. 3. Die Wirkungen thermischer Reizung 415. a. Erregungserscheinungen 416. b. Lähmungserscheinungen 420. 4. Die Wirkungen photischer Reizung 424. a. Erregungserscheinungen 425. b. Lähmungserscheinungen 429. 5. Die Wirkungen elektrischer Reizung 431. a. Erregungserscheinungen 440. b. Lähmungserscheinungen 456. — B. Die bewegungsrichtenden Wirkungen einseitiger Reizung 457. 1. Chemotaxis 459. 2. Barotaxis 470. 3. Phototaxis 478. 4. Thermotaxis 483. 5. Galvanotaxis 486. — C. Die Erscheinungen der Überreizung 492. 1. Ermüdung und Erschöpfung 493. 2. Erregung und Lähmung 502. 3. Tod durch Überreizung 504.

Sechstes Kapitel: Vom Mechanismus des Lebens 508

I. Der Lebensvorgang 509
A. Der Stoffwechsel des Biogens 510. 1. Das Biogen 510. 2. Der Biotonus 519. — B. Die Wirkung der Reize auf den Stoffwechsel des Biogens 524. 1. Die Veränderung des Biotonus bei totaler Reizung 524. 2. Die Interferenz von Reizwirkungen 526. 3. Die polaren Veränderungen des Biotonus und der Mechanismns der Achseneinstellung bei einseitiger Reizung 531.

II. Die Mechanik des Zelllebens 539
A. Die Rolle des Kerns und Protoplasmas im Leben der Zelle 540. 1. Die Theorie von der Alleinherrschaft des Kerns in der Zelle 540. 2. Kern und Protoplasma als Glieder in der Stoffwechselkette der Zelle 546. — B. Ableitung der elementaren Lebenserscheinungen aus dem Stoffwechsel der Zelle 553. 1. Die Stoffwechselmechanik der Zelle 553. a. Stoffwechselschema der Zelle 553. b. Mechanik der Aufnahme und Abgabe von Stoffen 558. 2. Die Formwechselmechanik der Zelle 568. a. Das Wachstum als Grunderscheinung

Seite

des Formwechsels 568. b. Entwicklungsmechanik 582. c. Struktur und Flüssigkeit 587. d. Vererbungsmechanik 592. 3. Die Energiewechselmechanik der Zelle 595. a. Der Energiekreislauf in der organischen Welt 595. b. Das Prinzip des chemischen Energiewechsels in der Zelle 598. c. Die Quelle der Muskelkraft 602. d. Theorie der Kontraktions- und Expansionsbewegungen 608.

III. Die Verfassungsverhältnisse des Zellenstaates 618
A. Selbständigkeit und Abhängigkeit der Zellen 618. — B. Differenzierung und Arbeitsteilung der Zellen 624. — C. Zentralisation der Verwaltung 627.

Sachverzeichnis 637

84/15

Erstes Kapitel.

Von den Zielen und Wegen der physiologischen Forschung.

I. Das Problem der Physiologie.
II. Die Entwicklungsgeschichte der physiologischen Forschung.
   A. Die älteste Zeit.
   B. Das Zeitalter Galens.
   C. Das Zeitalter Harveys.
   D. Das Zeitalter Hallers.
   E. Das Zeitalter Johannes Müllers.
III. Die Methodik der physiologischen Forschung.
   A. Das bisherige Ergebnis der physiologischen Forschung.
   B. Das Verhältnis der Psychologie zur Physiologie.
      1. Die Frage nach den Grenzen des Naturerkennens.
      2. Körperwelt und Psyche.
      3. Psychomonismus.
   C. Der Vitalismus.
   D. Zellularphysiologie.

Was die Menschheit von jedem Einzelgebiet des gesamten Kulturlebens verlangt, ist ein von höher gelegenem Standpunkt aus gewonnener Überblick über seine Ziele und Erfolge, gewissermafsen eine Landkarte, die jeden Augenblick zur Orientierung dienen, die mit den Landkarten anderer Gebiete harmonisch zu einem grofsen Gesamtbilde, zu einer Weltanschauung vereinigt werden kann.

Vor allem ist diese Forderung berechtigt gegenüber den Naturwissenschaften, deren enorme Entwicklung das Kulturleben unseres Jahrhunderts so mächtig beeinflufst hat.

Zwei gewaltige Bedürfnisse der Menschheit sind es, zu deren Befriedigung beizutragen, Zweck der Naturforschung ist: ein praktisches, das Streben nach zweckmäfsiger und angenehmer Ausgestaltung der äufserlichen Lebensverhältnisse — die hohe Entwicklung der modernen Technik und Medizin legt Zeugnis ab für die Leistungsfähigkeit der

Naturforschung in dieser Hinsicht —, und ein theoretisches, das mit der Höhe der Kultur gesteigerte Kausalitätsbedürfnis, das Streben nach einer harmonischen Welt- und Lebensauffassung. Beide sind mächtig, wenn auch verschieden je nach der Persönlichkeit des einzelnen Menschen. Die Menschheit darf von der Naturwissenschaft verlangen, dafs sie diesen Zweck nie aus dem Auge verliert und dafs sie ihre Stellung zu den übrigen Seiten des menschlichen Lebens nicht verkennt, eine Gefahr, die bei der ungeheuren Ausdehnung, die auch die speziellsten Spezialgebiete innerhalb der Naturwissenschaften angenommen haben, gerade jetzt bedenklich wächst.

Einseitige Spezialforschung verfällt stets in diesen Fehler. Sie führt weit ab in unfruchtbare Gefilde, verliert selbst mit den Nachbargebieten mehr und mehr die Fühlung und wird schliefslich unfähig, an den allgemeinen Aufgaben der Wissenschaft mitzuarbeiten. Es bedarf kaum der Erwähnung, dafs es verkehrt wäre, die Spezialforschung überhaupt zu verwerfen. Gesunde Spezialforschung ist gerade ein Hauptfaktor für den Fortschritt der Wissenschaft, denn ohne Spezialuntersuchungen gewinnt man keine allgemeineren Erkenntnisse. Aber es ist ein Unterschied, ob man spezielle Untersuchungen ausführt, um dadurch ein Problem lösen zu helfen, das einem praktischen oder theoretischen Bedürfnis des Lebens entgegenkommt, oder ob man Spezialarbeiten macht, die einem der Zufall oder irgend welcher äufserliche Umstand in die Hände spielt, um zu sehen, ob und was dabei herauskommen wird. Das erste ist wahre Forschung, das zweite lediglich Zeitvertreib. Die einseitige Spezialforschung trägt keinem der grossen Bedürfnisse des Menschen Rechnung und bringt die Wissenschaft schliefslich auf den wenig neideswerten Standpunkt des Famulus Wagner.

Es ist unbedingtes Erfordernis für den Fortschritt einer Wissenschaft, dafs die Spezialarbeit das allgemeine Ziel, die grofse Aufgabe fest im Auge behält, damit eine planmäfsige, methodische Forschung entsteht. Das ist nur möglich, wenn der Forscher einen Überblick über das Gebiet besitzt, eine Landkarte, auf der die kleinen, unbedeutenden Gegenstände verschwinden, auf der in grofsen Zügen nur die wichtigen und bedeutungsvollen Tatsachen, Anschauungen, Probleme zu einem Gesamtbilde zusammentreten.

Eine solche Übersicht über die Ziele und Wege und Errungenschaften braucht aber nicht allein der einzelne Forscher, eine solche Übersicht, nicht eine Summe von zusammenhangslosen Einzeltatsachen, verlangt jeder Gebildete, um für sich aus der Wissenschaft herauszufinden, was er für die praktischen oder theoretischen Bedürfnisse seines Lebens verwerten kann, denn die Wissenschaft ist dem Leben dienstbar, nicht das Leben der Wissenschaft.

I. Das Problem der Physiologie.

Das graue griechische Altertum verband mit dem Worte „φύσις“ den Begriff aller lebendigen Natur, eine Bedeutung, die in reinster Form noch in den Gesängen Homers zum Ausdruck kommt. Allein der mit dem Worte verknüpfte Begriff hat seitdem mannigfache Wandlungen erfahren. Schon frühzeitig wurde die ursprüngliche Bedeutung verallgemeinert, und bereits die Blütezeit griechischer Bildung

bezeichnete die jonischen Philosophen, die ältesten Naturforscher Griechenlands als „*φυσιόλογοι*“, indem sie den Begriff *φύσις* auf die gesamte Natur übertrug. Später, mit der Lostrennung der Physik als eigener Wissenschaft im jetzigen Sinne, ist der Begriff wieder enger gefafst worden, aber in anderer Weise, indem er speziell auf die unbelebte Natur beschränkt wurde, so dafs er jetzt grade die entgegengesetzte Bedeutung trägt wie ursprünglich.

Faſst man den Begriff *φύσις* in seiner eigentlichen, ursprünglichen Bedeutung, so bringt der Name „Physiologie“ das Wesen der Wissenschaft, die er bezeichnet, völlig zutreffend zum Ausdruck, und es ist nicht nötig, ihn durch das neuere Wort „Biologie“ zu ersetzen, mit dem heute sehr verschiedenartige Vorstellungen verbunden werden.

Die Physiologie ist demnach die Lehre von den Erscheinungen der lebendigen Natur, und somit ist ihre Aufgabe „die Erforschung des Lebens“.

Trotz der scheinbaren Einfachheit dieser Aufgabe arbeitet die Wissenschaft schon jahrhundertelang an ihrem Problem. Indessen bedarf es nur einer oberflächlichen Überlegung, um sich die Schwierigkeiten klar zu machen, die darin enthalten sind. Es ist nur nötig, die Ausdrücke „Leben“ und „Erforschen“, die in dieser Verbindung zunächst als leere Worte erscheinen, mit Vorstellungsinhalt zu füllen.

* * *

Fassen wir zunächst das Objekt der Physiologie ins Auge, das „Leben“. Der Unbefangene knüpft gewöhnlich an dieses Wort eine Summe von Vorstellungen, die sich auf Erscheinungen sekundärer Natur beziehen, weil er nur an die im täglichen Leben ihm fortwährend bemerkbaren weiteren Folgen der primitiven Lebenserscheinungen denkt. Ihm ist der Begriff „Leben“ gefüllt mit verschiedenen Beschäftigungen, mit Arbeiten, mit Vergnügen, mit Gehen, Fahren, Lesen, Sprechen, Essen, Trinken etc., von denen je nach Beruf und Individualität des einzelnen die eine oder andere Tätigkeit als wesentlicher Teil seines Lebens in den Vordergrund tritt. Aber die ganze Fülle der verschiedenartigen Beschäftigungen des täglichen Lebens sind nur Kombinationen einiger weniger einfacherer Lebenserscheinungen. Suchen wir daher die Entwicklung des Begriffs „Leben“ bis in die graue Urzeit zurück zu verfolgen, wo der Mensch noch nichts ahnte von allen jenen Beschäftigungen, welche die hochentwickelte Kultur im Gefolge hat, wo er noch nicht das Feuer kannte, ja, wo er noch nicht die primitivsten Werkzeuge zu machen verstand, so müssen wir zu der Vorstellung gelangen, dafs der Begriff des Lebens nur aus der Zusammenfassung einer Reihe von einfacheren Erscheinungen entsprungen sein kann, die der Urmensch aus Selbstbeobachtung fand, vor allem solcher Erscheinungen, die mit augenfälligen Bewegungen verbunden sind, wie die Ortsbewegung, das Atmen, die Ernährung, der Herzschlag und andere mehr. In der Tat ist es auch nicht schwer, die verwickelten Beschäftigungen unseres heutigen Lebens in ihre primitiven Bestandteile zu zerlegen, und zu erkennen, dafs die ganze Mannigfaltigkeit sich aufbaut aus der verschiedenen Zusammensetzung einer geringen Zahl von elementaren Lebenerscheinungen, wie Ernährung und Atmung, Wachstum und Fortpflanzung, Bewegung und Wärme-

bildung etc. Wenn wir den Begriff Leben in dieser Weise als eine Summe gewisser einfacher Erscheinungen fassen, würde die Physiologie also die Aufgabe haben, diese einfachen Lebenserscheinungen festzustellen, zu untersuchen und zu erklären.

Wir müssen uns indessen erinnern, dafs wir uns hierbei gemäfs der Entwicklung des Lebensbegriffs nur auf die Lebenserscheinungen beim Menschen beschränkt haben, dafs aber das Gebiet des Lebens ein weit gröfseres ist. Tiere und Pflanzen zeigen ebenfalls Lebenserscheinungen, und es fragt sich, ob sich hier die Lebenserscheinungen überall ebenso verhalten wie beim Menschen, oder ob etwa einige fehlen, andere neu hinzukommen oder abweichen. Es müssen also alle lebendigen Organismen in den Kreis der physiologischen Forschung hineingezogen werden, und die Blume und der Wurm mufs ebensogut ihr Objekt sein wie der Mensch. Es ist daher die erste Pflicht der Physiologie, das Gebiet des Lebendigen abzustecken und festzustellen, was lebendig, was nicht lebendig ist. Allein schon dieses Unternehmen ist schwieriger, als es scheint.

Der Inhalt des Begriffs „Leben“ ist nicht zu allen Zeiten derselbe gewesen. Er hat sich wesentlich im Laufe der Entwicklung des Menschengeschlechts verändert. Schon früh ist der Begriff vom Menschen, an dem er gebildet war, übertragen worden auf andere Dinge. Die Urvölker haben den Begriff viel weiter gefafst wie wir, sie nannten lebendig, was wir jetzt nicht mehr als belebt betrachten. Gestirne und Feuer, Wind und Welle waren für sie belebte und beseelte Wesen und wurden in anthropomorpher Weise personifiziert. Den Rest davon finden wir noch in der Mythologie der klassischen Völker und unseres eigenen Volkes. Im Laufe der Zeiten hat man zwar immer schärfer unterschieden zwischen lebendig und leblos, aber noch heute kann man beobachten, dafs ein Kind eine Dampfmaschine für ein lebendiges Tier hält. Das Kind richtet sich dabei, mehr oder weniger bewufst, nach demselben Kriterium wie die Urvölker, die das flackernde Feuer und die wogende Welle für belebt hielten, nach dem Kriterium der Bewegung. Die Bewegung ist in der Tat von allen Lebenserscheinungen diejenige, welche am meisten den Eindruck des Lebendigen hervorruft.

Doch das sind Urvölker und Kinder, wird man sagen. Der in der Erfahrung des Lebens geschulte Kulturmensch wird im gegebenen Fall stets mit Leichtigkeit entscheiden, ob lebendig oder ob leblos. Indessen, auch das trifft durchaus nicht immer zu. Sind trockene Samenkörner lebendig oder leblos? Ist eine Linse, die jahrelang unverändert im Küchenschrank gelegen hat, lebendig? Die Naturforscher sind selbst nicht immer in dieser Frage einig gewesen. Lebenserscheinungen zeigt sie nicht, aber sie kann jeden Augenblick dazu veranlafst werden, wenn sie in feuchte Erde gesteckt wird. Dann keimt sie und entwickelt sich zur Pflanze.

Viel schwieriger wird aber noch die Entscheidung, ob lebendig oder ob leblos, wenn es sich um Objekte handelt, die man nicht täglich im Leben zu sehen gewöhnt ist, z. B. um gewisse mikroskopische Dinge. Es bedarf häufig einer tagelangen Beobachtung und sehr eingehender Untersuchungen, um zu entscheiden, ob in einer Flüssigkeit gewisse Körper, die man bei mikroskopischer Beobachtung findet, leben oder nicht. Entnehmen wir einer Flasche Weifsbier einen Tropfen des Bodensatzes und betrachten wir ihn unter dem Mikroskop, so werden

wir finden, dafs in der Flüssigkeit eine Unzahl kleiner, blafser Kügelchen enthalten ist, häufig zu zweien und dreien aneinanderhängend, die, solange man sie auch beobachtet, in vollkommener Ruhe verharren und keine Spur von Bewegungen oder sonstigen Veränderungen zeigen. Ganz ähnliche kleine Kügelchen beobachten wir unter dem Mikroskop in einem Tropfen Milch. Beide Arten von Kügelchen sind nur bei starken Vergröfserungen voneinander zu unterscheiden. Bei der geduldigsten und andauerndsten Beobachtung unter dem Mikroskop läfst sich an beiden keine Andeutung von Lebenserscheinungen erkennen, und doch sind beide Objekte so grundverschieden wie ein lebendiger Organismus von einem leblosen Körper; denn die Kügelchen aus der Bierhefe sind sogenannte Hefezellen (Saccharomyces cerevisiae), die Gärungserreger des Bieres, vollständig entwickelte, einzellige, lebendige Organismen; die Kügelchen aus der Milch dagegen sind leblose Fetttröpfchen, die durch ihre massenhafte Anwesenheit der Milch infolge ihrer allseitigen Reflexion des Lichtes wesentlich die weifse Farbe geben. Als Gegenstück zu diesen beiden Präparaten können wir ein drittes machen. In der Leibeshöhle des Frosches liegen zu beiden Seiten der Wirbelsäule zwischen den seitlichen Fortsätzen der Wirbel kleine, weifsgelb erscheinende Klümpchen. Nehmen wir mit dem Messer aus einem solchen Gebilde etwas von seinem Inhalt heraus, tun es mit einem Wassertropfen auf einen Objektträger und bedecken das Ganze mit einem Deckgläschen, so sehen wir bei starker Vergröfserung mit dem Mikroskop eine grofse Menge kleiner Körnchen und kurzer Stäbchen von verschiedener Gröfse, die sich rastlos in zitternder und tanzender Bewegung ergehen, die kleineren sehr lebhaft, die gröfseren langsamer. Jeder Unbefangene, der vor die drei Präparate gestellt und gefragt wird, welches von den drei Objekten er für lebendig hält und welches für leblos, bezeichnet unfehlbar die Hefezellen und Fetttröpfchen für leblos, die tanzenden Körnchen dagegen für lebendig, und doch sind letztere nichts weiter als kleine Kalkkriställchen, so leicht, dafs sie durch äufserst feine Bewegungen der Wasserteilchen, wie sie in jeder Flüssigkeit vorhanden sind, passiv in zitternde Bewegung versetzt werden. Das Symptom der Bewegung, die man auf eine innere Ursache zurückzuführen geneigt ist, weil man keinen äufseren Anlafs sieht, verführt hier zur Annahme des Lebens, und solche Beispiele lassen sich in unbegrenzter Zahl finden.

Es ist also unter Umständen durchaus nicht leicht, Lebendiges von Leblosem zu unterscheiden, und es ist demnach klar, dafs es die erste Pflicht der Physiologie sein mufs, die Kriterien für eine solche Unterscheidung aufzusuchen, d. h. ihr Forschungsobjekt, das Leben, gegenüber der leblosen Natur begrifflich zu begrenzen.

* * *

Nicht minder grofs sind die Schwierigkeiten, auf die wir stofsen, wenn wir uns den zweiten Begriff ansehen, der in der Aufgabe der Physiologie steckt, das „Erforschen“. Was heifst Erforschen oder Erklären?

Es scheint, als ob sich der Kulturmensch in einem grofsen Bedürfnisse wesentlich von den niedrigsten Urvölkern unterscheidet, das ist in dem

Bedürfnis, nach dem Grunde der Erscheinungen zu suchen, kurz in dem „Kausalitätsbedürfnis“. Das Bedürfnis, bei allen Dingen zu fragen „warum?“, aus reinem Wissensdrang, ohne damit einen praktischen Zweck zu verbinden, ein Bedürfnis, dessen Entstehung und Entwicklung wir noch heute bei Kindern in einem bestimmten Alter genau beobachten und verfolgen können, scheint eine Erwerbung der Kulturentwicklung zu sein. Haben wir für eine Erscheinung die Ursache gefunden, so ist das Kausalitätsbedürfnis in diesem Punkte befriedigt, wir haben die Erscheinung erforscht, erklärt. Das gilt für die Forschung auf allen Gebieten der Wissenschaft, für die Geschichtsforschung und für die Sprachforschung in gleicher Weise wie für die Naturforschung, soweit die Wissenschaften sich überhaupt über die Entwicklungsstufe des bloſsen Sammelns von Tatsachen erhoben haben. Aber was wir gewonnen haben, indem wir für eine Erscheinung die nächstliegende Ursache fanden, ist nur eine relative Befriedigung des Kausalitätsbedürfnisses, denn die Ursache ist selbst wieder eine Erscheinung, die erklärt werden muſs, u. s. f. So setzen wir nach und nach durch systematische Forschung die Einzelerscheinungen eines Gebietes und die Erscheinungsreihen groſser Gebiete miteinander in kausalen Zusammenhang und führen immer gröſsere Gebiete auf ihre Ursachen zurück. Schlieſslich entsteht aber die Frage, wieweit diese Zurückführung gelingt. Gibt es eine letzte Ursache für die Erscheinungen, oder geht die Zurückführung ins Grenzenlose fort?

Die Forschungen auf allen Gebieten der leblosen Natur, besonders in der Physik und Chemie, haben zu dem Bestreben geführt, alle Erscheinungen herzuleiten aus einem gemeinschaftlichen Prinzip. Zwar haben die Ansichten über die zweckmäſsigste Formulierung dieses Prinzips in der Geschichte der Naturwissenschaften mehrfach geschwankt, und selbst in neuester Zeit haben verschiedentlich lebhafte Erörterungen über die Brauchbarkeit verschiedener Symbole für die Darstellung und Ableitung der Naturerscheinungen stattgefunden. Es handelt sich aber dabei lediglich um Zweckmäſsigkeitsfragen. So, wie man darüber streiten kann, ob es zweckmäſsiger erscheint, einen Gedanken mit lateinischen oder mit deutschen Lettern schriftlich zum Ausdruck zu bringen, so kann man verschiedener Ansicht sein über die praktische Brauchbarkeit oder vielleicht auch über die Durchführbarkeit dieser oder jener Symbolik für die Darstellung der Naturerscheinungen. Gegenüber manchen neueren Versuchen aber hat sich bis heute noch immer das am schärfsten von Kirchhoff formulierte sogenannte „Masse-Raum-Zeit-System“ als brauchbar erwiesen, das die sämtlichen Naturerscheinungen auffaſst als Ausdruck der Veränderung kleinster Massenteilchen in Raum und Zeit, d. h. der Bewegung von Atomen.

Hat die Physiologie die Aufgabe, das Zustandekommen der Lebenserscheinungen zu erklären, d. h. ihre Ursachen zu erforschen, so fragt er sich daher, ob in der lebendigen Natur ebenfalls alle Erscheinungen auf diese gleiche Ursache zurückgeführt werden können, oder ob es notwendig wird, zur Erklärung der Lebenserscheinungen zu einem anderen Prinzip Zuflucht zu nehmen. In der Beantwortung dieser Frage liegt eine weitere Aufgabe der Physiologie.

Seit alters her hat man die groſse Kluft gefühlt, die zwischen zwei

Gruppen von Lebenserscheinungen besteht, zwischen den körperlichen und den geistigen. Es entsteht daher die Frage, in welchen Beziehungen stehen die beiden Gruppen von Erscheinungen, zueinander? Sind die Prinzipien, die wir für die Erforschung der körperlichen Lebenserscheinungen anwenden, auch gültig für die Erforschung der psychischen Erscheinungen? Und wenn das nicht der Fall ist, können dann die psychischen Erscheinungen das Objekt physiologischer Forschung bilden?

Eine Fülle von Fragen also ist es, auf welche die Erforschung des Lebens stöfst, von Fragen, die bis in die dunkelsten Tiefen menschlicher Erkenntnisfähigkeit hinabführen.

II. Die Entwicklungsgeschichte der physiologischen Forschung[1]).

Einen Blick auf die bisherige Entwicklungsgeschichte der physiologischen Forschung zu werfen, ist ebenso unterhaltend wie wichtig für die Beurteilung des jetzigen Standes und der ferneren Wege, welche die Physiologie zur Erreichung ihres eben festgestellten Zieles einzuschlagen hat.

A. Die älteste Zeit.

Die ersten Spuren naiver physiologischer Vorstellungen verlieren sich in dem undurchdringlichen Dunkel der vorgeschichtlichen Zeiten. Sie finden aber einen uns überlieferten Ausdruck in der Mythologie der alten Kulturvölker. Diese führt uns einen Zustand vor Augen, in dem sich alles Wissen, alle Vorstellungsbildung um die Verehrung höherer Wesen gruppiert. Der primitive Kultus und das damit zusammenhängende Wissen der alten Völker kann als ein untrennbares Ganzes betrachtet werden, aus dem im Laufe der Jahrhunderte und Jahrtausende allmählich theologische, philosophische, naturwissenschaftliche und medizinische Ideenkomplexe langsam als selbständige Gebiete auskristallisierten.

Die ältesten Vorstellungen vom Leben waren sehr naiv. Alles, was sich bewegte, war lebendig und wurde als beseelt gedacht. Das Charakteristikum der Bewegung war für das Leben ausschlaggebend. Wind und Wasser, Feuer und Sterne wurden personifiziert. Die Meteorite, welche sich durch die Luft bewegten, die „Bätylien“ wurden von den Phöniziern für beseelte Steine gehalten und als heilwirkend betrachtet, und noch Susrutas, der Verfasser der Ayur Veda, des ältesten indischen Werkes der Heilkunde, stellte den unbeweglichen, d. h. leblosen, alle beweglichen als lebendige Körper gegenüber. Die Heilkunde, welche fast ausschliefslich Arzneimittellehre war und in uralter Zeit besonders in den Zauberländern am Pontus blühte, wo Hekate verehrt wurde, war roh empirisch, mit Magie und Geheimlehren verquickt und entbehrte noch der ersten Spur einer physiologischen Grundlage.

---

1) Der Darstellung der früheren Entwicklungsepochen der Physiologie ist zu Grunde gelegt K. Sprengel: „Versuch einer pragmatischen Geschichte der Arzneikunde“, und H. Haeser: „Lehrbuch der Geschichte der Medizin“. Einen kurzen Abrifs der Geschichte der Physiologie im Anschlufs an das letztere Buch gibt auch Preyer in seinen „Elementen der allgemeinen Physiologie“.

Nur eine Gruppe von Erscheinungen fand in dieser frühesten Zeit bereits eingehende Beachtung, jene Erscheinungen, welche dem Menschen am unmittelbarsten sein Leben offenbaren, die psychischen Erscheinungen. Schon im ältesten Ägypten, wahrscheinlich unter indischem Einfluſs, entwickelte sich eine Seelenlehre, die den Dualismus von Leib und Seele zur Grundlage hatte und in der Idee von der Wanderung der Seele nach dem Tode des Körpers in andere Körper ihren Gipfelpunkt erreichte. Die Vorstellung davon ist später durch die griechischen Philosophen, besonders Pythagoras, auch nach Griechenland verpflanzt worden. Überhaupt hat von den ältesten Zeiten an die Beschäftigung mit den Erscheinungen des Seelenlebens immer einen besonderen Reiz für Priester und Philosophen, die frühesten Träger theoretischen Wissens, gehabt, und wir finden im Altertum von allen Gebieten wissenschaftlicher Forschung gerade die Psychologie am meisten bearbeitet.

Während die physiologischen Vorstellungen von seiten des medizinischen Ideenkomplexes bis lange nach Hippokrates kaum die geringste Beeinflussung erfuhren, wurden sie dagegen durch das erste Aufblühen der Philosophie als eigener, von der Priesterlehre unabhängiger Disziplin in Griechenland in bedeutsamer Weise bereichert. Die ältesten griechischen Philosophen, sowohl die jonischen „Physiologen“ als auch die Eleaten, wie auch die Atomisten und die einzelnstehenden Denker jener Zeit, waren, da ihr Ziel in der Entwicklung einer Kosmologie bestand, gezwungen, auch über die Entstehung der lebendigen Natur nachzudenken, und man mag über die ungebundene Art und Weise des Spekulierens dieser ältesten Denker urteilen wie man will, immer wird es eine der überraschendsten Tatsachen bleiben, wie richtige Vorstellungen sie bereits über manche Erscheinungen des Lebens gehabt haben. Es ist ganz merkwürdig, bei vielen dieser alten Philosophen Ideen zu begegnen, die nach mehr als zwei Jahrtausenden wieder ganz modern und zu den wichtigsten Grundlagen der heutigen Wissenschaft vom Leben geworden sind. Besonders gilt das von den Gedanken über die Entstehung und Entwicklung der Organismenwelt. Bei Anaximander (geb. um 620 v. Chr.) findet sich schon der Gedanke der Abstammung des Menschen von tierähnlichen Vorfahren, die ursprünglich im Wasser lebten, in klarer Form ausgesprochen, und Heraklit (um 500 v. Chr.) hat bereits eine Vorstellung von der Bedeutung des „Kampfes ums Dasein“ (ἔρις). Am deutlichsten aber und am überraschendsten ist die Theorie des Empedokles (geb. 504 v. Chr.) über die Entstehung der Lebewesen. Es entstanden nach ihm zuerst die Pflanzen, dann die niederen Tiere, aus denen die höheren und zuletzt die Menschen sich durch Vervollkommnung entwickelten. Das wirksame Prinzip für diese Vervollkommnung sah er darin, daſs die unzweckmäſsig gebauten im Kampf des Lebens zu Grunde gingen, während die lebensfähigen sich fortpflanzten. Es hat beinahe zwei und ein halbes Jahrtausend gedauert, bis dieser einfache, von Empedokles bereits klar ausgesprochene Gedanke der Deszendenz und der natürlichen Selektion der Organismen von Darwin empirisch begründet und als natürliche Erklärung für die sonst so wunderbare Mannigfaltigkeit der organischen Formen hingestellt worden ist.

Auch eine Anzahl von mehr oder weniger richtigen Vorstellungen über einzelne spezielle physiologische Erscheinungen finden sich bei

den älteren griechischen Philosophen. Aber diese zerstreuten Wahrheiten sind mit so viel abenteuerlichen und rein willkürlich gebildeten Ideen vermischt, dafs sie den Wert, den sie zu haben scheinen, durch die übrige Gesellschaft, in der sie sich befinden, wieder einbüfsen. Ein zusammenhängendes, systematisches Nachdenken oder Beobachten der Lebenserscheinungen ist vor Aristoteles nicht zu finden.

Von seiten der praktischen Medizin erfuhr die Erforschung des Lebens selbst dann noch keine bedeutende Förderung, als durch Hippokrates (460—377 v. Chr.) die bisherige kritiklose Arzneikunde auf eine gesündere Grundlage gesetzt wurde.

Erst unter den Nachfolgern des Hippokrates sehen wir wahrscheinlich unter dem Einfluſs der Philosophie Platos eine physiologische Lehre auftauchen, die, bald weiter ausgebildet, die ganzen medizinischen Vorstellungen jener Zeit beherrschte. Das ist die Lehre vom *πνεῦμα*, in deren Grundgedanken man bereits den ersten Keim einer fundamentalen physiologischen Wahrheit finden kann. Die Lehre vom *πνεῦμα* sagt, dafs das *πνεῦμα*, ein äufserst feines materielles Agens, von den Lungen des Menschen angezogen werde, dafs es von den Lungen in das Blut übergehe und durch das Blut im Körper verteilt werde. Auf der Wirkung des *πνεῦμα* im Körper beruhen die sämtlichen Lebenserscheinungen. Diese Konzeption, die freilich mit allerlei absurdem Beiwerk geschmückt ist, erinnert lebhaft an unsere modernen Vorstellungen von der Rolle des Sauerstoffs im Organismus.

B. Das Zeitalter Galens.

In der älteren Pneumalehre der Hippokratiker, die besonders in der alexandrinischen Schule eine Fortbildung durch Herophilus (um 300 v. Chr.) fand, sowie durch Erasistratus (gest. 280 v. Chr.), der bereits ein *πνεῦμα ζωτικὸν* im Herzen und ein *πνεῦμα ψυχικὸν* im Gehirn unterschied, liegt die erste Andeutung eines Erklärungsversuchs der Lebenserscheinungen. Es geht daraus hervor, dafs das Problem der Physiologie, die Lebenserscheinungen zu erklären, schon mehr oder weniger deutlich zum Bewufstsein zu kommen begann. Bisher waren nur gelegentlich einzelne physiologische Tatsachen beobachtet oder physiologische Fragen behandelt worden. Je deutlicher jetzt das Problem der Physiologie sich zu gestalten anfing, um so mehr begann auch die Behandlung physiologischer Fragen den Charakter methodischer Forschung anzunehmen.

Die Vorbedingungen dazu schaffte Aristoteles (384—322), der grofse Polyhistor des Altertums, der ein unermefsliches Tatsachenmaterial in seinem Kopfe zusammenfafste. Die Bedeutung des Aristoteles für die Physiologie liegt nicht in der Erklärung der Lebenserscheinungen — diese ist vielmehr oft unkritisch und tritt auch nicht in den Vordergrund seiner Tätigkeit —, sondern in der Sammlung und Beobachtung einer grofsen Menge physiologischer Erscheinungen, unter denen sich neben vielen ausgezeichneten und scharfsinnigen Untersuchungen allerdings auch manche irrtümliche Beobachtung findet, wie z. B. die Entstehung von Aalen und Fröschen durch Urzeugung aus Schlamm. Aber diese Anhäufung des Beobachtungsmaterials ist die Grundlage für die neue Entwicklungsphase, in welche die Geschichte der Physiologie nach Aristoteles tritt, und die charakterisiert ist durch die klare Erkenntnis des physiologischen

Problems und seiner unermefslichen Bedeutung für die praktische Medizin.

Nachdem Aristoteles durch sein systematisierendes Wirken für die Naturwissenschaft eine breite empirische Basis geschaffen hatte, gewann auch die Pneumalehre unter den späteren Pneumatikern, besonders durch Athenaeus und Aretaeus (beide um 50 n. Chr.), eine weitere Ausbreitung. Es liegt in der Natur der Pneumalehre, dafs sie notwendig zu dem Streben führen mufste, die Erscheinungen des Lebens unter einem einheitlichen Gesichtspunkt zusammenzufassen und zu erklären, und so finden wir denn in der Tat gerade in dieser Zeit zum ersten Male eine klare, bewufste Erkenntnis des physiologischen Problems und eine methodische Zusammenfassung der physiologischen Erscheinungen. Der Mann, welcher das Wesen und die Bedeutung der Physiologie zum ersten Male deutlich erkannte, war Galenus (131 bis ca. 200 n. Chr.). Galen sah ein, dafs eine praktische Medizin nicht gedeihen könne, wenn sie sich nicht auf der genauesten Kenntnis der normalen Lebenserscheinungen des menschlichen Körpers aufbaut. Die Erforschung der Lebensfunktionen des Körpers sei die erste Vorbedingung einer Heilkunde. Dieser praktische Zweck war es, welcher zum wichtigsten Hebel für die Entwicklung der Physiologie wurde, und bis in das 18. Jahrhundert ist Physiologie fast ausschliefslich zu diesem Zwecke getrieben worden. Ferner erkannte Galen zuerst klar die Bedeutung der anatomischen Kenntnis des Körpers für das Verständnis der Funktionen seiner Teile und legte grofsen Wert auf die Zergliederung von Tieren, von denen er besonders Affen und Schweine sezierte. Endlich wufste Galen bereits den Wert des Experiments an Tieren für die Erforschung physiologischer Erscheinungen zu würdigen und führte selbst Vivisektionen an Affen und Schweinen aus, wenn auch die experimentelle Methode unter ihm noch nicht jene exakte Form annahm und jene grundlegende Bedeutung erlangte, die ihr erst viele Jahrhunderte später Harvey zu geben verstand.

Es ist bei aller Anerkennung seiner unsterblichen Verdienste Galen mehrfach zum Vorwurf gemacht worden, dafs er sich nicht damit begnügt hat, physiologische Tatsachen zu sammeln, Beobachtungen zu machen, Experimente anzustellen, sondern dafs er das lebhafte Bedürfnis empfand, das gesammelte Material zu einem geschlossenen und umfassenden System der Physiologie zu vereinigen, wobei er der Hypothese und philosophischen Spekulation einen Platz einräumte, den eine exakte Untersuchung hätte ausfüllen sollen. Es kann nichts ungerechter sein als dieser Vorwurf. Hätte Galen sich begnügt, unzusammenhängende physiologische Tatsachen zu konstatieren, so wäre die Physiologie und damit die ganze Medizin durch ihn um keinen Schritt weiter gebracht worden, als sie bereits Aristoteles geführt hatte. Die gröfste Bedeutung Galens liegt gerade in der Vereinigung der physiologischen Einzelkenntnisse zu einem zusammenhängenden System. Erst im Zusammenhange mit anderen Tatsachen gewinnt die einzelne Beobachtung Wert, und erst der Überblick über den Zusammenhang der Tatsachen ermöglicht ein methodisches Weiterforschen. Dafs bei diesem ersten Versuche, das physiologische Beobachtungsmaterial zu einem einheitlichen Bilde vom Leben des menschlichen Körpers zu gestalten, die Hypothese, ja, sogar manche kühne Hypothese hier und dort eine Zuflucht bieten mufste, liegt in

der Natur der Sache. Der einzige Fehler, an dem das System des Galen leidet, ist nicht der zusammenhängende Kitt philosophischer Spekulation an sich, sondern der eigentümliche Dualismus, zu dem sich Galen verleiten liefs, indem er einerseits der aus seiner naturwissenschaftlichen Forschung sich ergebenden strengen Notwendigkeit der Erscheinungen und anderseits der aus der Aristotelischen Philosophie übernommenen Teleologie gleichzeitig eine Stelle bei der Erklärung der Lebenserscheinungen einzuräumen bestrebt war. Indessen man wird bei gerechter Würdigung der damaligen Zeit, wo die Aristotelischen Ideen bereits angefangen hatten, ihre mehr als tausendjährige Weltherrschaft auszuüben, dem Galen kaum einen Vorwurf daraus machen, um so weniger, wenn man daran denkt, dafs die teleologische Vorstellung von einem Endzweck aller Erscheinungen noch heutzutage hier und dort in der modernen Naturforschung umgeht, ganz abgesehen von der Philosophie.

Das System Galens basiert auf der Pneumalehre. Die Ursache aller Lebenserscheinungen des menschlichen Körpers, welcher sich aus den vier Grundsäften des Blutes, des Schleimes, der gelben und der schwarzen Galle zusammensetzt, sind die drei verschiedenen Formen des Pneuma, von denen das *πνεῦμα ψυχικὸν* im Gehirn und den Nerven, das *πνεῦμα ζωτικὸν* im Herzen und das *πνεῦμα φυσικὸν* in der Leber seinen Sitz hat. Diese drei Formen des Pneuma, die fortwährend durch die Aufnahme des *πνεῦμα ζωτικὸν* aus der Luft regeneriert werden müssen, sind die Ursachen, welche die Funktionen der betreffenden Organe unterhalten. Es gibt eine grofse Zahl von Funktionen des Körpers, aber sie lassen sich je nach der entsprechenden Form des Pneuma in drei Gruppen teilen, deren jede durch eine dem betreffenden Pneuma entsprechende Kraft (*δύναμις*) ausgeübt wird. Die psychischen Funktionen umfassen Denken, Empfinden und willkürliche Bewegung, die sphygmischen Funktionen Herzschlag, Puls und Wärmebildung, die physischen endlich die Ernährung, das Wachstum, die Sekretion, die Fortpflanzung und die dazu in Beziehung stehenden Tätigkeiten. In der Leber wird das Blut gebildet. Hier entspringen die Venen. Durch diese gelangt das Blut in die rechte Herzkammer, wo die brauchbaren Teile von den unbrauchbaren gesondert werden, indem die ersteren in die linke Herzkammer transportiert, während die letzteren durch die Lungenarterie zu den Lungen geführt werden. In den Lungen werden sie durch das Pneuma wieder regeneriert und brauchbar gemacht. Es ist merkwürdig, mit welcher divinatorischen Gabe Galen auf einen Bestandteil der Luft als das Pneuma hingewiesen hat, dessen Natur er noch nicht ahnen konnte. Galen spricht nämlich ganz deutlich die Vermutung aus, dafs es einmal gelingen würde, denjenigen Bestandteil in der Luft zu isolieren, welcher das Pneuma bilde. Mehr als ein und ein halbes Jahrtausend hat es gedauert, ehe Galens Vermutung durch Priestleys und Lavoisiers Entdeckung des Sauerstoffs bestätigt wurde. Das durch die Aufnahme des Pneuma in den Lungen wieder regenerierte Blut fliefst dann durch die Lungenvenen ins linke Herz, von wo es, mit dem übrigen brauchbaren Blut vereinigt, durch die Aorta und ihre Verzweigungen im ganzen Körper umhergetragen wird. Die Anschauungen Galens über das Nervensystem sind ebenso interessant. Im Gehirn und Rückenmark liegt der Ursprung der Empfindungs- und Bewegungstätigkeit der Nerven. Die bewegenden

Nerven treten in Wirksamkeit, indem sie wie Stricke an den beweglichen Organen ziehen. In der speziellen Nervenphysiologie untersuchte Galen experimentell die Wirkung des Nervus vagus und der Zwischenrippennerven auf die Atmung und Herztätigkeit, und machte Rückenmarksdurchschneidungen der Quere und Länge nach; Versuche, welche beweisen, wie tief er bereits in das Verständnis der Wechselbeziehungen zwischen den einzelnen Organen des Körpers eingedrungen sein mufste.

Galens physiologisches System war für die damalige Zeit ein monumentales Werk, und es ist sicherlich nicht allein dem Untergang der alten Kultur und der gänzlichen Unfruchtbarkeit des Mittelalters auf wissenschaftlichem Gebiet zuzuschreiben, dafs die Anschauungen Galens dreizehn Jahrhunderte als unantastbarer Kodex der Medizin bestehen blieben. Im ganzen Mittelalter tat die physiologische Forschung nicht einen Schritt in der Entwicklung vorwärts. Die Araber, welche die antike Kultur übernommen hatten, waren zwar als Ärzte bedeutend, aber ein selbständiges Forschen, ein philosophisches Denken verbot ihnen allein schon der Islâm. Selbst Avicenna (Ibn Sîna) (980—1037), der bedeutendste unter den arabischen Ärzten, der auch philosophische Neigungen verriet, leistete nichts Selbständiges. Sein System war mit geringen Änderungen das des Galen, dessen Ruhm er durch sein eigenes gewaltiges Ansehen in der ganzen damaligen Kulturwelt verdunkelte. Auch die zahlreichen berühmten medizinischen Schulen, die um diese Zeit in Italien, Frankreich und Spanien entstanden, zogen zwar viele tüchtige Ärzte heran, führten aber die Galenschen Ideen um keinen Schritt weiter, abgesehen davon, dafs hier und dort eine vereinzelte physiologische Beobachtung gemacht wurde. Dieser Zustand der Stagnation dauerte bis ins 16. Jahrhundert hinein.

C. Das Zeitalter Harveys.

Der Anfang einer selbständigen Fortentwicklung der Physiologie ist erst im 16. Jahrhundert zu finden. Einer der ersten, die das Galensche System verliefsen, war Paracelsus (1493—1541), der selbst ein vollständiges System der Natur entwickelte. Zwar war sein System mit theosophischen Ideen durchdrungen, ein Zug, der bei seinen Nachfolgern noch stärker hervortrat und sie ganz der Mystik in die Arme trieb; aber es enthielt doch viele originelle, wenn auch häufig absurde Ideen. Paracelsus macht mit Bewufstsein gegen die bisherigen gedankenlosen Nachbeter des Galenschen Systems und dessen Auswüchse, wie sie sich im Mittelalter entwickelt hatten, Front, und das war in der damaligen Zeit ein wichtiger Fortschritt. Die Grundlage seines Systems ist der Gedanke von der Einheit der Natur. Die Natur stellt ein einheitliches Ganzes vor, den Makrokosmos. Im Menschen als Mittelpunkt der Natur sind alle einzelnen Formen des Naturseins enthalten. Der Mensch ist daher als ein Mikrokosmos zu betrachten. Dabei darf aber die Natur nicht als ein Fertiges, sondern mufs vielmehr als ein ewig Werdendes angesehen werden. Die spezielleren Seiten seines Systems sind ziemlich willkürlich und haben keine Bedeutung, wie überhaupt ja dieser erste Anfang eines selbständigen Forschens noch ziemlich unbeholfen war. Vor allem fehlte ihm eine gediegene empirische und experimentelle Grundlage.

Zur selben Zeit begann auch in Frankreich und in Italien eine freiere Richtung von den Medizinschulen auszugehen. Bereits Fernelius (1497—1558) hat, obwohl er noch ganz auf dem Boden des Galenschen Systems steht, manche neue Gedanken. Er trennt von den verschiedenen Formen des „Spiritus“ des Galenschen *πνεῦμα* die anima. Erstere bestehen aus der feinsten materiellen Substanz, letztere dagegen ist die Seele, die nur in ihren Wirkungen zu erkennen ist. Ferner vertritt er die Vorstellung, dafs die Erscheinungen im Organismus in letzter Instanz von bestimmten geheimnisvollen Ursachen bedingt werden.

Einen höheren Aufschwung nahm die speziell physiologische Forschung erst im Anschlufs an die grofsen anatomischen Entdeckungen in den Schulen Frankreichs und Italiens, wo durch Vesalius, Eustachio, Faloppia und andere die anatomische Kenntnis des menschlichen Körpers auf eine ganz neue gewissenhaft empirische Grundlage gesetzt wurde. Besonders waren es die Untersuchungen über den anatomischen Bau des Herzens und den Verlauf der Gefäfse, welche äufserst fruchtbar für die Physiologie wurden. Die Lehre vom Blutkreislauf, wie sie Galen begründet hatte, erfuhr dadurch wesentliche Änderungen. Serveto (1511—1553) widerlegte zuerst die Galensche Vorstellung, dafs das Blut aus der rechten Herzkammer direkt in die linke gelange, durch den Hinweis auf die Undurchgängigkeit der Scheidewand. Seine Nachfolger, Colombo (gest. 1559) und Cesalpino (1519—1603), fügten dieser Tatsache noch neue über die Zirkulation des Blutes in den Lungen hinzu, und Argentieri (1513—1572), der die Lehre von den Spiritus animales bekämpfte und den glücklichen Gedanken hatte, an ihre Stelle die Wärme als Ursache der Lebenserscheinungen zu setzen, betonte, dafs die Ernährung des ganzen Körpers allein durch das Blut besorgt werde. Durch diese speziellen Forschungen auf dem Gebiet der Blutphysiologie wurde der Weg geebnet zu der gröfsten Entdeckung dieses Zeitraumes, zu der Entdeckung des Blutkreislaufs durch Harvey (1578—1657). Der wichtige Punkt in Harveys Entdeckung liegt darin, dafs er zuerst den Zusammenhang der Arterien und Venen durch das Kapillarsystem und den Übertritt des Blutes aus den Arterien durch die Kapillaren in die Venenstämme und von hier ins Herz feststellte und so die Tatsache begründete, dafs alles Blut durch das Herz strömt und in einem geschlossenen Kreise im ganzen Körper zirkuliert. Hieran fügte er noch eine grofse Zahl spezieller Tatsachen, den Mechanismus des Kreislaufs betreffend, die alle — und darin liegt die grofse Bedeutung von Harveys Arbeiten — auf scharfer Beobachtung und exakter experimenteller Grundlage beruhten. Harvey hat durch seine Entdeckung, dem exakten Zuge seiner Zeit folgend, der auch einen Copernicus, einen Galilei, einen Bacon, einen Descartes hervorrief, die experimentelle Methode, nachdem sie in dreizehn Jahrhunderten völlig in Vergessenheit geraten war, in der Physiologie aufs glänzendste wieder zu Ehren gebracht. Der gewissenhafte Forschergeist Harveys, verbunden mit der grofsen logischen Schärfe seines Verstandes, ist es, welcher seine Persönlichkeit charakterisiert und ihn als den ersten wirklichen Physiologen nach der langen Pause des Mittelalters erscheinen läfst. Übrigens steht seiner Lehre vom Blutkreislauf eine zweite Lehre „de generatione animalium“ ebenbürtig zur Seite, in welcher er einen Satz begründete, der später eine ungeheure Bedeutung in der Wissen-

schaft vom Leben gewonnen hat und in den verschiedenen Fassungen, die er in neuerer Zeit annahm, die ganzen modernen physiologischen Anschauungen von der Fortpflanzung der Organismen beherrscht, den Satz „omne vivum ex ovo“.

Unter den Vertretern der grofsen theosophischen Schule, welche Paracelsus hervorrief, hat nur einer Bedeutung in der Geschichte der Physiologie erlangt, van Helmont (1577—1644), und zwar dadurch, dafs er trotz der Mystik, welche die ganze theosophische Richtung charakterisiert, auch wirklich genaue Beobachtungen gemacht hat. Auf dem Boden der Paracelsusschen Lehre von der All-Einheit der Natur und dem ewigen Werden derselben fufsend, stellt er sich alle Naturkörper vor als zusammengesetzt aus der Materie und dem „Archeus“ (Kraft). Nur in dieser Verbindung existieren die Dinge und leben. Alle Dinge sind infolgedessen lebendig. Nur gibt es verschiedene Grade des Lebens, und die sogenannten leblosen Körper befinden sich nur auf der untersten Stufe des Lebens. Von den speziellen physiologischen Vorstellungen van Helmonts ist besonders interessant seine chemische Lehre von den Fermenten. Er verwirft die Idee Galens, dafs die Verdauung im Magen durch die Wärme geschehe, und setzt an ihre Stelle die bessere Vorstellung, dafs das an die Magensäure gebundene „Fermentum“ die Verdauung bewirke.

Einen grofsen Einflufs gewannen auf die weitere Entwicklung der Physiologie die philosophischen Systeme des Bacon von Verulam (1561—1626) und des Descartes (1596—1650). Die Philosophie Bacons, welche durch die energische Betonung der induktiven Forschungsmethode zur Grundlage der ganzen modernen Naturwissenschaft wurde, gab auch auf physiologischem Gebiete zu der grofsen Fülle von neuen exakten Beobachtungen Anlafs, die, auf empirisch-experimentellem Boden erwachsen, seitdem ununterbrochen unsere Kenntnis von den Lebenserscheinungen bereichert haben. Die Philosophie des Descartes, zwar rein dualistisch, gewann ihrerseits doch durch die Theorie der sinnlichen Wahrnehmung, die ihren Ausgangspunkt bildete, grofse Bedeutung für die Sinnesphysiologie und Erkenntnistheorie. Descartes war der erste, welcher den Satz aufstellte, dafs das einzige in der Welt, von dem wir sichere Kenntnis haben, die subjektive Empfindung sei. Unsere Psyche, unsere Empfindung, unser Denken mufs daher ein für allemal der feste Punkt sein, auf den sich eine Weltanschauung stützt. Erst auf dieser Grundlage läfst sich weiter bauen. „Cogito ergo sum.“ Die sinnliche Wahrnehmung dagegen gibt uns keinen Aufschlufs über die Dinge, denn sie ist trügerisch, und die Dinge, d. h. die Körper, sind in Wirklichkeit ganz anders, als sie uns durch unsere Sinnesorgane erscheinen. Diese Sätze von unberechenbarer Tragweite sind so bestimmt und klar ausgesprochen und begründet, und geben eine so ausgezeichnete Grundlage für ein philosophisches System, dafs man sich wundern mufs, wie Descartes trotzdem, in die gröfste Inkonsequenz verfallend, weiterhin zu einem vollendeten Dualismus von Körper und Seele gelangen konnte. Man könnte fast verführt werden, zu denken, dafs ein so klarer und folgerichtiger Denker, wie Descartes, im stillen für sich die letzte Konzequenz selbst zog und, nur dem Drucke der damaligen kirchlichen Verhältnisse Rechnung tragend, aus praktischen Rücksichten dem Gedankengange seiner Philosophie diese unerwartete Wendung gab, indem er es jedem vorurteilsfreien Denker selbst überlassen wollte, die offen

zu Tage liegende Inkonsequenz zu bemerken und den Schlufsstein selbst in konsequenter Weise auf das Gebäude zu setzen. Von der weitgehendsten physiologischen Bedeutung ist bei seinem Dualismus aber wieder die klare Einsicht, dafs sich alle Tiere sowie der Körper des Menschen vollkommen wie kunstvoll gebaute Maschinen verhalten, dafs sie sich bewegen nach rein mechanischen Gesetzen. Dann freilich tritt der Dualismus wieder störend hervor, indem Descartes den Anstofs für alle Bewegungen in die Seele verlegt, welche von der Zirbeldrüse aus, wo sie als dem einzigen unpaarigen Organ des Gehirns ihren Sitz haben soll, die einzelnen Teile des Körpers regiere. Indessen sind nicht blofs die allgemein philosophischen Vorstellungen Descartes' von grofser Bedeutung für die Physiologie geworden, sondern der geniale Denker hat auch eine Reihe von sehr wichtigen, speziell physiologischen Beobachtungen gemacht, welche besonders die Lehre von den Sinnesorganen, die physiologische Optik und Akustik, um einen bedeutenden Schritt gefördert haben.

Der Descartessche Gedanke, dafs der Körper des Menschen in Bezug auf seine Lebensverrichtungen als eine komplizierte Maschine aufzufassen sei, wurde besonders fruchtbar für die Physiologie in der genialen Anwendung, welche er durch Borelli (1608—1679) in der Lehre von der tierischen Bewegung fand. Borelli unternahm es zum ersten Male, die Bewegungen und Leistungen der organischen Bewegungsapparate auf rein physikalische Gesetze zurückzuführen und schuf so die Grundlage unserer heutigen Bewegungsmechanik der Tiere. Der grofse Erfolg dieses Unternehmens fand darin seinen Ausdruck, dafs die Lehren Borellis Ausgangspunkt einer eigenen Schule wurden, der iatromechanischen (iatrophysischen oder iatromathematischen) Schule, welche eine bedeutende Rolle in der weiteren Entwicklung der Physiologie gespielt hat, indem sie darauf ausging, auch andere Lebenserscheinungen des Tierkörpers aus rein physikalischen Gesetzen zu erklären. Zugleich wurden unter den Nachfolgern Borellis einige, besonders Glisson, die Vorläufer der späteren Muskelirritabilitätslehre, indem sie die Kontraktilität als eine der Muskelsubstanz selbst innewohnende Fähigkeit hinstellten.

Fast gleichzeitig mit der Begründung der iatrophysikalischen Schule sehen wir eine andere, eine Zeitlang mit ihr parallel laufende Richtung entstehen, die iatrochemische. Ihr Begründer war Delboe Sylvius (1614—1672). Unbefriedigt durch die Einseitigkeit der Iatrophysiker, aber ohne die Bedeutung ihres Prinzips zu verkennen, betonte Sylvius neben dem physikalischen Erklärungsprinzip der Lebenserscheinungen auch das chemische und bearbeitete, diesem Prinzip folgend, hauptsächlich die Physiologie der Verdauung und Atmung, indem er die van Helmontsche Lehre von den Fermenten weiterführte. In der Lehre von der Atmung äufserte auch Mayow (1645—1679) sehr treffende Gedanken über die Analogie der Atmung mit der Verbrennung.

Eine bedeutsame Unterstützung, deren Wert für die physiologische Forschung aber bis auf den heutigen Tag noch nicht vollkommen ausgenutzt worden ist, erfuhr die Physiologie in jener Zeit durch die Erfindung zusammengesetzter Mikroskope und die sich daran knüpfenden mikroskopischen Entdeckungen von Leeuwenhoek (1632—1723), Malpighi (1628—1694) und Swammerdamm (1637—1685). Vor allem war es die Physiologie der Zeugung und Entwicklung, welche da-

durch um ein bedeutendes Stück weiter geführt wurde. Freilich verleiteten gerade auf diesem Gebiet die ersten mikroskopischen Entdeckungen noch zu manchem verzeihlichen Irrtum. Als man z. B. anfing, Infusionen von Wasser auf fäulnisfähige Stoffe zu machen, und das massenhafte Auftreten von Infusorien darin beobachtete, glaubte man hier, dem Satze Harveys „omne vivum ex ovo“ entgegen, eine Urzeugung, d. h. eine Entstehung aus leblosen Stoffen, vor sich zu haben, wie sie früher sogar für höhere Tiere von Aristoteles angenommen war. Anderseits aber wurde gerade der Harveysche Satz wieder Ausgangspunkt für wichtige Entdeckungen, indem Malpighi die Entwicklung der Eier unter dem Mikroskope verfolgte, während Leeuwenhoeks Schüler Ludwig van Hammen die Spermatozoen entdeckte, deren Bedeutung Leeuwenhoek alsbald erkannte.

Durch diese und eine grofse Zahl von speziellen physiologischen Entdeckungen, die alle auf dem Grunde streng wissenschaftlicher Untersuchung gediehen, bekommt die Zeit des 17. und 18. Jahrhunderts mit dem Auftreten Harveys den Charakter des Aufblühens exakter Forschung in der Physiologie, wie ja der Zug der exakten Methode alle Wissenschaften jenes Zeitraums belebend und befruchtend durchweht. Daneben aber finden sich, wie sich das immer von neuem in der Geschichte der Wissenschaften wiederholt, als Reaktion gegen einseitig übertriebene Spezialforschung Systeme, die gerade in das andere Extrem verfallen, die jeder exakten Grundlage entbehren und auf reiner Spekulation beruhen. Zwar wufste Boerhaave (1668—1738), der ein eklektisches System aus den verschiedenen Lehrmeinungen seiner Zeit zusammenstellte und als Quelle aller Lebenserscheinungen ein „principium nervosum“ in Gestalt einer sehr dünnen Flüssigkeit annahm, durch Vorsicht diesem Vorwurf noch zu entgehen, um so mehr aber trifft derselbe die Systeme von Hoffmann (1660—1742) und von Stahl (1660—1734). Das „mechanisch-dynamische System“ Hoffmanns ist rein teleologisch und entstand unter dem Einflufs der Leibnitzschen Philosophie. Als letzte Ursache aller Lebenserscheinungen sieht Hoffmann den Äther an, dessen Bewegung einerseits zwar nach mechanischen Gesetzen erfolgt, anderseits aber ihren unmittelbaren Antrieb durch die jeder Äthermonade innewohnende Vorstellung ihres eigenen Daseinszweckes erhält. Noch mehr auf spekulativen Füfsen steht aber das „animistische System“ Stahl's, welches die Lehren Hoffmanns befehdete. Stahls System liegt ein Dualismus von Körper und Seele zu Grunde, nach welchem der Körper in seinen Verrichtungen zwar mechanischen Gesetzen folgt, aber erst durch die „anima“, über deren Natur sich Stahl nur ganz unklar und widersprechend äufsert, belebt und vor Fäulnis und Zerfall bewahrt wird. Trotz der haltlosen Spekulationen und vielen Widersprüche gewann der „Animismus“ doch zahlreiche Anhänger, was, wie gesagt, nur aus dem Bedürfnis nach einer Sichtung der zahllosen Einzeltatsachen und einer zusammenhängenden Auffassung der Lebenserscheinungen gegenüber den vielen speziellen Untersuchungen zu erklären ist.

D. Das Zeitalter Hallers.

Dem Bedürfnis nach einer einheitlichen Zusammenfassung des gesamten Gebietes entsprach in wirklich wissenschaftlicher Weise erst

Haller (1708—1777), von dessen Auftreten daher gleich wie einst von dem Galens und später Harveys eine neue Epoche in der Entwicklung der physiologischen Forschung datiert. Hatte Galen die praktische Bedeutung der Physiologie zuerst erkannt und die Kenntnis der Lebenserscheinungen zur Grundlage für die praktische Medizin gemacht, hatte Harvey durch Einführung der exakt experimentellen Forschung der Physiologie die fruchtbringende Methode geschaffen, deren Anwendung im 16. und 17. Jahrhundert die ungeheure Menge von Einzelentdeckungen hervorrief, so faſste Haller zum ersten Male das ganze gewaltig angewachsene Material von Tatsachen und Theorien in seinen „Elementa physiologiae corporis humani“ zu einem Ganzen zusammen und schuf aus der Physiologie eine selbständige Wissenschaft, die nicht bloſs praktische Zwecke im Interesse der Heilkunde, sondern auch für sich rein theoretische Ziele verfolgte.

In dieser Tat Hallers liegt seine groſse Bedeutung für den Fortschritt in der Entwicklung der Physiologie. Eine Zusammenfassung eines groſsen Tatsachenmaterials zu einem geschlossenen und übersichtlichen Ganzen wirkt immer anregend und befruchtend für die weitere Forschung, und so erklärt sich die ungeheure Autorität und der gewaltige Einfluſs, den Haller auf die Entwicklung der physiologischen Forschung gewonnen hat. Seine eigenen physiologischen Untersuchungen dagegen sind zwar sehr gewissenhaft und exakt, wie z. B. die Untersuchungen über die Atembewegungen und zur Irritabilitätslehre, enthalten aber nicht gerade epochemachende Entdeckungen und haben sogar zum Teil das Unglück gehabt, in der weiteren Entwicklung der Physiologie eine verhängnisvolle Rolle zu spielen. Das gilt besonders von zwei Lehren, welche Haller vertrat, von der sogenannten Präformationstheorie und der Irritabilitätslehre.

Die Präformationslehre (Einschachtelungstheorie) entstand im Anschluſs an die mikroskopischen Beobachtungen, welche im 17. Jahrhundert über die Entwicklung des Eies gemacht wurden. Da man sah, wie sich aus einem einfachen kleinen Ei nach und nach durch allmähliches Ausbilden eines Organs nach dem anderen ein vollständiges Tier entwickelte, so entstand die Vorstellung, daſs alle im Laufe der Entwicklung auftretenden Organe, kurz das ganze Tier, bereits als solches im Ei präformiert oder eingeschachtelt sei und sich nur durch zunehmendes Wachstum und Auseinanderfaltung den Augen sichtbar mache, daſs also das Ei, oder wie andere meinten, das Spermatozoon des Menschen bereits ein fertig gebildeter, kleiner Homunkulus sei. Die notwendige Konsequenz dieser Vorstellung war die Annahme, daſs bereits bei Erschaffung der Welt in dem Ei eines jeden Tieres sämtliche kommenden Generationen fertig vorgebildet enthalten gewesen wären. Das Widersinnige dieser Auffassung führte einen jungen Arzt, Caspar Friedrich Wolff (1733—1794), zu einer neuen Lehre, welche er der Einschachtelungstheorie gegenüberstellte. Die „Theoria generationis“ Wolffs, die später die Grundlage für unsere ganzen modernen Vorstellungen von der Entwicklung der Organismen geworden ist, bestritt die Einschachtelung und setzte an ihre Stelle die „Epigenesis“, welche ausdrückt, daſs alle Organe des Körpers bei der Entwicklung nacheinander gebildet werden, daſs sie also als völlig neue Teile entstehen und vorher im Ei nie in dieser Form vorhanden gewesen sind. Haller konnte sich mit der Idee der Epigenesis nicht befreunden und trat ihr energisch entgegen, indem er

mit seiner ganzen Autorität das Präformationsdogma stützte und so den Fortschritt in der Lehre von der tierischen Entwicklung um mehr als ein halbes Jahrhundert verzögerte.

In etwas anderer Weise wirkte auf den Entwicklungsgang der Physiologie die Hallersche Irritabilitätslehre ein. Die betreffenden Untersuchungen Hallers waren sehr exakt und förderten durch experimentelle Behandlung die Frage von der Irritabilität um ein bedeutendes, aber sie wurden von den Nachfolgern Hallers in mehrfacher Weise falsch verstanden und weitergeführt und bildeten so den wesentlichsten Ausgangspunkt für eine Lehre, welche die ganze Physiologie bis zur Mitte des vorigen Jahrhunderts befangen hielt und welche noch jetzt in verschiedenartiger Form hier und dort wieder auftaucht, d. i. die Lehre von der „Lebenskraft". Die Tatsache der Irritabilität oder direkten Reizbarkeit der Muskeln war schon von den älteren Iatrophysikern, besonders von Glisson (1597—1677) betont worden. Haller bemächtigte sich der Irritabilitätsfrage wieder und führte den Experimentalbeweis dafür, dafs die Muskelfaser unabhängig vom Nerveneinfluſs die Fähigkeit, sich auf Reizung zu kontrahieren, besitze, eine Eigenschaft, die er als Irritabilität scharf von der den Nerven zukommenden Sensibilität unterschied. Durch diese scharfe Unterscheidung wurde ein Gegensatz zwischen Nerven- und Muskelerregung statuiert, welcher der Wirklichkeit nicht ganz entsprach und in vielen von den Nachfolgern und Anhängern Hallers das Bedürfnis erweckte, die Irritabilität als ein einheitliches Phänomen nachzuweisen.

Am erfolgreichsten versuchte das der geniale aber liederliche Engländer John Brown (1735—1788). Brown kannte überhaupt nur eine einzige dem Nerven- und Muskelsystem, das er sich als ein einheitliches Ganzes dachte, gemeinsame Erregbarkeit. Die Fähigkeit, durch Reize erregt zu werden, komme der ganzen lebendigen Natur zu und sei gerade die Grundeigenschaft, wodurch sich die lebendigen Wesen, Tiere und Pflanzen, von den leblosen unterscheiden. Über das Wesen der Erregbarkeit äufsert sich Brown ebensowenig wie alle anderen Physiologen, welche die Irritabilität behandelten.

Die Hoffnungen der Iatromechaniker und Iatrochemiker, die Lebenserscheinungen ohne Rest in Physik und Chemie auflösen zu können, waren nicht in Erfüllung gegangen. In der Irritabilität hatte man eine Erscheinung, die, wie man glaubte, alle Organismen allen leblosen Körpern gegenüber auszeichnete, und die doch einer physikalisch-chemischen Erklärung zu spotten schien. In Verbindung mit den noch immer nicht überwundenen dynamischen Systemen Hoffmanns und Stahls wurde daher der unerklärte Begriff der Erregbarkeit Ausgangspunkt für den Vitalismus oder die Lehre von der Lebenskraft, die in ihrer vollendetsten Form einen scharfen Dualismus zwischen lebendiger und lebloser Natur zum Ausdruck brachte. Die Lehre trat zuerst in Frankreich, besonders in der Schule von Montpellier, später auch in Deutschland auf, und ihre unklaren Vorstellungen von der Lebenskraft beherrschten bald die ganze Physiologie. In Frankreich wurde der Vitalismus begründet durch Bordeu (1722—1776), weiter ausgebildet durch Barthez (1734—1806) und Chaussier (1746—1828), und am schärfsten formuliert von Louis Dumas (1765—1813). Die Vitalisten verwarfen bald die mechanischen und chemischen Erklärungen der Lebenserscheinungen mehr oder weniger radikal und führten eine über allen waltende „force hyper-

mécanique" als Erklärungsprinzip ein, die unbekannt und unerforschlich sei. Während alle Erscheinungen an den leblosen Körpern zurückzuführen seien auf die Wirksamkeit chemischer und physikalischer Kräfte, herrsche in den lebendigen Organismen eine besondere Kraft, deren Tätigkeit die sämtlichen Lebenserscheinungen hervorbringe. In Deutschland entwickelte sich der Vitalismus nicht zu dieser Klarheit. Sein Begründer Reil (1759—1813) sprach zwar abweichend von den französichen Vitalisten in seiner Abhandung „über die Lebenskraft" ziemlich deutlich die Ansicht aus, dafs auch die Erscheinungen in den lebendigen Organismen chemisch-physikalischer Natur seien, nur walteten hier Gesetze, welche ausschliefslich in den Organismen durch die eigentümliche Form und Mischung der lebendigen Substanz bedingt seien. Indessen die späteren Vitalisten erklärten den Begriff der Lebenskraft überhaupt nicht mehr und benutzten die völlig mystische Lebenskraft, von der sie besondere Arten unterschieden, als bequeme Erklärung für die verschiedensten Lebenserscheinungen, wie z. B. den „nisus formativus" als Erklärung für die Formentwicklung der Organismen. Dafs aus dem Ei eines Huhnes sich immer wieder ein Huhn und nie ein anderes Tier entwickelt, dafs die Nachkommen eines Hundes immer wieder Hunde werden, erklärte sich einfach aus dem spezifischen „nisus formativus", aus dem eigentümlichen „Bildungstrieb" des betreffenden Tieres. Man begnügte sich für eine Erklärung mit dem bloſsen Wort „Bildungstrieb", „Lebenskraft" etc. und verstand darunter nur eine allein den Organismen zukommende mystische Kraft. So war es leicht, die kompliziertesten Lebenserscheinungen zu „erklären".

Doch fehlte es daneben nicht an Forschern, welche sich mit dieser Art von Erklärung nicht begnügten und unbekümmert um die Lebenskraft in der chemisch-physikalischen Erklärung der Lebenserscheinungen fortfuhren. Mächtige Anregung dazu gaben die neuen Entdeckungen Galvanis (1737—1798), welcher bewies, dafs vom lebenden Tierkörper, besonders von den Nerven, Elektrizität erzeugt werde. Diese Tatsache wurde freilich in ihrem Werte sehr bald überschätzt, und unter dem Bann der damaligen Naturphilosophie entwickelte sich besonders infolge der Untersuchungen Ritters (1776 bis 1810), zum Teil auch Alexander von Humboldt's (1769—1859) und anderer, welche die Versuche Galvanis fortsetzten, die noch später sehr beliebte Vorstellung, dafs der galvanische Strom die Ursache sämtlicher Lebenserscheinungen sei, ja, sogar, dafs sich aus der galvanischen Polarität überhaupt alle Erscheinungen der gesamten Natur erklären liefsen.

Auch die grofsen chemischen Entdeckungen des vorigen Jahrhunderts beeinflufsten die Entwicklung der Physiologie. Besonders wurde die Pflanzenphysiologie durch Ingenhouss (1730—1799) gefördert, der die Lehre von dem Kohlensäureverbrauch der Pflanzen entwickelte. Die für die Physiologie so ungeheuer wichtige Entdeckung des Sauerstoffs durch Priestley (1733—1804) und Lavoisier (1743 bis 1794) endlich trug ihre ersten Früchte, als Girtanner (1760—1800) zeigte, dafs das venöse Blut in den Lungen Sauerstoff aus der eingeatmeten Luft aufnehme. Durch diese Entdeckung wurde die alte Pneumalehre, welche einst Jahrhunderte hindurch die physiologischen Vorstellungen beherrscht hatte, in moderner Form zu ihrem Recht gebracht und gleichzeitig die geniale Idee Mayows, der die Atmung

mit einem Verbrennungsprozefs verglichen hatte, zum Range einer fundamentalen Tatsache in der Physiologie erhoben.

Neben den physikalischen und chemischen Entdeckungen jener Zeit führten auch die anatomischen zu wichtigen physiologischen Ergebnissen, unter denen das von Charles Bell (1774—1842) erschlossene, von Johannes Müller später experimentell bewiesene Fundamentalgesetz der speziellen Nervenphysiologie, welches besagt, dafs die hinteren Ursprungsfasern der Rückenmarksnerven sensibel (zentripetalleitend), die vorderen dagegen motorisch (zentrifugalleitend) sind, den ersten Rang einnimmt.

Auf dem Gebiete der mikroskopischen Forschung schliefslich erwarb sich der scharfblickende Spallanzani (1729—1799) und später besonders Treviranus das Verdienst, durch zweckmäfsig angeordnete Versuchsreihen die Lehre von der Urzeugung der Infusionstierchen aus fauligen Aufgüssen experimentell widerlegt und gezeigt zu haben, dafs sich auch diese niedrigsten aller lebendigen Wesen nur aus Keimen entwickeln, die überall in der Luft und im Wasser zu finden sind, so dafs also der Harveysche Satz: „omne vivum ex ovo“ auch hier keine Ausnahme erleidet.

Die meisten von allen diesen exakten Untersuchungen lieferte England und Frankreich, während in Deutschland zu jener Zeit die Naturphilosophie durch ihren mafslosen Drang nach reiner Spekulation auf naturwissenschaftlichem Gebiet selbst die bedeutendsten Geister, wie Oken, mit sich fortrifs.

E. Das Zeitalter Johannes Müllers.

Johannes Müller[1]) (1801—1858) ist eine jener monumentalen Gestalten, wie sie die Geschichte jeder Wissenschaft nur einmal hervorbringt. Dem Gebiete, auf dem sie wirken, geben sie ein vollkommen verändertes Antlitz, und alle spätere Entwicklung ruht auf ihren Schultern.

Johannes Müller war, wie die Forscher seiner Zeit, Vitalist, aber sein Vitalismus hatte eine sehr glückliche Form. Die Lebenskraft war ihm zwar eine Kraft, die etwas ganz anderes ist als die Kräfte der leblosen Natur, aber er stellte sich vor, dafs ihr Walten streng nach physikalisch-chemischen Gesetzen erfolge, so dafs Müllers ganzes Streben dahin ging, die Lebenserscheinungen mechanisch zu erklären. Dabei umfafste er das ganze Gebiet der Lebenserscheinungen gleichmäfsig, vernachlässigte keine und schuf auf allen Einzelgebieten durch eigene, immer originelle Untersuchungen die Grundlage, auf der wir weiter arbeiten. Stets hielt er bei seinen Arbeiten den Blick auf das Ganze gerichtet; nie stellte er Spezialuntersuchungen an, die ihm nicht helfen sollten, irgend ein grofses allgemeines Problem zu lösen. Das Geniale an ihm, und das, was gerade in der neueren Physiologie vielfach vermifst wird, war aber die Art und Weise, wie er die Probleme anfafste. Er kannte nicht „eine“ physiologische Methode, er benutzte jede Methode, jede Behandlungsweise, die gerade augenblicklich das Problem erforderte, das er mit kecker Hand ergriff. Physikalische und chemische, anatomische und zoologische, mikro-

[1]) Die hervorragendste Würdigung Johannes Müllers findet sich in der Gedächtnisrede, welche Du Bois-Reymond auf Johannes Müller hielt.

skopische und embryologische Kenntnisse und Methoden standen ihm gleichmäfsig zur Verfügung, und alle benutzte er seiner jeweiligen Absicht gemäfs.

Die Naturphilosophie, welche zur Zeit Johannes Müllers unter dem Einflufs der Schellingschen und Hegelschen Ideen ihre üppigsten Blüten trieb und mit ihrer zügellosen, jeder tatsächlichen Grundlage entbehrenden Spekulation die Naturforschung bedrohte, konnte auf den streng kritischen Geist Johannes Müllers nur die segensreichste Wirkung ausüben. Er erkannte in dem himmelstürmenden Drang der Naturphilosophen den berechtigten Kern und gestaltete unter diesem Einflufs seine eigene Forschungsweise zu dem Typus einer echt philosophischen Naturforschung, welche, die grofsen Probleme und das Ziel der Wissenschaft immer im Auge behaltend, mit kritischem Blick die speziellen Methoden und Fragen stets nur als Mittel zum Zwecke betrachtet, als Mittel, zu einer harmonischen Auffassung der Natur zu gelangen. Dieser philosophischen Auffassung der Naturforschung, die Johannes Müller bereits in seiner Habilitationsrede: „Von dem Bedürfnis der Physiologie nach einer philosophischen Naturbetrachtung“ energisch hervorgehoben hat, ist er sein ganzes Leben hindurch unerschüttert treu geblieben, und es ist gewifs eine merkwürdige Erscheinung, dafs bei aller einmütigen Bewunderung, mit der man zu der Gestalt Johannes Müllers aufblickt, in der neueren Physiologie gerade dieses Moment nicht selten ganz vernachlässigt worden ist. Das hat sich unter anderem besonders bemerkbar gemacht auf zwei Gebieten, für die Johannes Müller von Jugend auf das lebhafteste Interesse gehabt hat, in der physiologischen Psychologie und der vergleichenden Physiologie.

Die Psychologie wird von der heutigen Physiologie fast mit einer gewissen Ängstlichkeit gemieden, die in einem eigentümlichen Gegensatz zu der Auffassung Johannes Müllers steht, der gerade die Physiologie als allein berufen ansah, in der Psychologie auf empirischem Wege einen Fortschritt zu erzielen, und der bereits bei seiner Doktorprüfung die These verteidigte: „Psychologus nemo nisi Physiologus.“ Es ist wahr: keinesfalls ist die Psychologie eine Wissenschaft, die ohne weiteres als Teilgebiet der Physiologie betrachtet werden darf; aber die Erfahrungen der Physiologie auf dem Gebiete des Nervensystems und der Sinnesorgane sind doch von so grundlegender Bedeutung für die Psychologie, dafs man sagen mufs, die Physiologie ist mehr als irgend eine andere Naturwissenschaft berufen, mit der Psychologie in Beziehung zu treten. Mit welchem Erfolg die Physiologie psychologische Probleme zu fördern im stande ist, zeigen gerade Müllers eigene Arbeiten am deutlichsten; es hat wohl kaum je eine physiologische Entdeckung eine gröfsere, leider immer noch nicht allgemein gewürdigte Tragweite für die ganze Psychologie und Erkenntnistheorie gehabt als die Lehre von der spezifischen Energie der Sinnesnerven oder Sinnesorgane. Diese Lehre sagt, dafs die verschiedensten Reize, welcher Art sie auch sein mögen, auf dasselbe Sinnesorgan, z. B. das Auge, angewandt, immer nur ein und dieselbe Art der Empfindung hervorzurufen im stande sind, und zwar die Empfindung, welche durch das betreffende Sinnesorgan bei Einwirkung seines natürlichen Reizes, in unserem Falle also des Lichtes, vermittelt wird. Umgekehrt ruft ein und derselbe Reiz auf verschiedene Sinnesorgane appliziert, ganz verschiedenartige Empfindungen hervor, je

nach der Beschaffenheit des Organs, auf das er einwirkt. In diesem Satze ist die fundamentale Tatsache begründet, dafs die Aufsenwelt in Wirklichkeit gar nicht das ist, als was sie uns, durch die Brille unserer Sinnesorgane wahrgenommen, erscheint, und dafs wir auf dem Wege unserer Sinnesorgane überhaupt nicht zu einer adäquaten Erkenntnis der Welt gelangen können. Aufser diesem fundamentalen Satz aber hat Müller noch eine ganze Reihe anderer wichtiger psychologischer Tatsachen gefunden, die er in seinen Arbeiten „Zur vergleichenden Physiologie des Gesichtssinnes des Menschen und der Tiere", „Über die phantastischen Gesichtserscheinungen" und in dem Buche „Vom Seelenleben" seines „Handbuchs der Physiologie" niedergelegt hat.

Mit der vergleichenden Physiologie hat Müller eine neue Wissenschaft zur Anerkennung gebracht, angeregt durch die ungemeine Fruchtbarkeit, welche die vergleichende Methode in der Anatomie in jener Zeit zu entfalten begann, und vor allem durch Ideen seines Lehrers Rudolphi, die dieser in den Worten zusammenfafste: „Die vergleichende Anatomie ist die sicherste Stütze der Physiologie, ja, ohne dieselbe wäre kaum eine Physiologie denkbar." Müller vertrat sein ganzes Leben hindurch den Standpunkt, es könne „die Physiologie nur eine vergleichende sein", und es gibt unter der schier erdrückenden Zahl seiner physiologischen Arbeiten wenige, in denen das vergleichend-physiologische Prinzip nicht mehr oder weniger deutlich zum Ausdruck käme.

Zusammengefafst hat Müller die Ergebnisse seiner eigenen Untersuchungen sowohl wie überhaupt alles physiologische Wissen seiner Zeit in seinem „Handbuch der Physiologie". Dieses „Handbuch der Physiologie" steht noch heute unübertroffen da in der wahrhaft philosophischen Art und Weise, wie hier der ganze, durch die zahllosen speziellen Untersuchungen ins unermefsliche angewachsene Stoff zum ersten Male gesichtet und zu einem grofsen einheitlichen Bilde von dem Getriebe im lebendigen Organismus vereinigt worden ist. Das Handbuch ist in dieser Beziehung bis heute nicht nur unübertroffen, ja, es ist sogar unerreicht. Zwar sind viele von den Einzelheiten desselben nach heutigen Vorstellungen nicht mehr ganz richtig, zwar haben neuere, mit vollkommenerer Technik ausgeführte Arbeiten einzelne Gebiete gewaltig erweitert und umgestaltet, zwar sind manche selbst von den allgemein-physiologischen Vorstellungen Müllers, wie die Vorstellung von der Lebenskraft, von der neueren Physiologie vollständig fallen gelassen worden; soviel aber steht fest, dafs von allen den zahllosen Handbüchern, welche seit Johannes Müller entstanden sind, in Bezug auf die Behandlungsweise des Stoffes kein einziges das Handbuch des grofsen Meisters erreicht hat. Die meisten der späteren Handbücher, Lehrbücher, Grundrisse etc. nehmen sich, obwohl sie fast ausschliefslich für den Gebrauch des Studenten berechnet sind, nicht einmal die Mühe, die Ziele, das Problem, den Zweck der physiologischen Forschung auch nur kurz anzudeuten, geschweige denn dem Stoffe im ganzen eine philosophische Behandlung im Sinne Johannes Müllers angedeihen zu lassen, ein Mangel, der gerade vom denkenden, nicht blofs blind auswendig lernenden Studenten als grofser Nachteil empfunden werden mufs.

Die unermüdliche physiologische Tätigkeit Johannes Müllers,

die ihm den Ruhm, bei weitem der gröfste Physiologe aller Zeiten zu sein, eintrug, hinderte ihn nicht, namentlich in seinen späteren Lebensjahren, sich der Morphologie, speziell der Zoologie, vergleichenden Anatomie und Paläontologie mit gleichem Eifer hinzugeben und sich hier wieder den Namen des gröfsten Morphologen seiner Zeit zu erwerben. So vielseitig und umfassend war der gewaltige Mann, dafs er zwei mächtige Gebiete, deren jedes jetzt kaum einer allein zu übersehen im stande ist, in allen ihren einzelnen Teilen durch eigene grundlegende Arbeiten vollständig beherrschte.

Dafs ein so ungeheures Reich nach dem Tode seines Beherrschers nicht mehr einheitlich zusammenhalten konnte, nimmt kein Wunder. Wie das Weltreich Alexanders nach dessen Tode, zerfiel es in viele kleine Territorien, deren jedes von seinem eigenen Herrscher regiert wurde, und es dürfte auch schwerlich bei dem jetzigen Umfange der Wissenschaft sich je wieder ein Sterblicher finden, der, selbst wenn er mit der übermenschlichen Arbeitskraft Johannes Müllers begabt wäre, das ganze, einst von diesem gegründete Reich in allen seinen Teilen gleichmäfsig zu beherrschen im stande wäre.

Die Morphologie war schon lange vor Johannes Müller selbständig gewesen. Die Physiologie teilte sich bald nach seinem Tode in eine ausschliefslich chemische und eine rein physikalische Richtung.

Die chemische Richtung leitet sich her von Wöhler (1800 bis 1882) und Liebig (1803—1873). Durch die epochemachende Synthese eines in der Natur nur von Organismen produzierten Körpers, des Harnstoffs, aus rein anorganischen Stoffen, die Wöhler bereits im Jahre 1828 gelang, wurde die Lehre von der Lebenskraft stark erschüttert. Man hatte geglaubt, die Stoffe, welche der Organismus produziert, entständen nur durch die Tätigkeit der Lebenskraft: hier war zum ersten Male ein sehr charakteristisches Stoffwechselprodukt des Tierkörpers im chemischen Laboratorium auf künstlichem Wege dargestellt worden, und bald folgten dieser Synthese andere nach. Der Begründer der neueren Anschauungen vom Stoffwechsel der Organismen wurde Justus v. Liebig, und in neuester Zeit haben besonders Voit, Pflüger, Zuntz, Hofmeister und andere die Stoffwechsellehre, wenn auch nicht übereinstimmend, weitergeführt. Die physiologische Chemie gestaltete sich mehr und mehr zu einer eigenen Wissenschaft, besonders, als Mulder und Lehmann zuerst eine Zusammenfassung des Gebietes gaben, und vor allem, als Kühne (1837 bis 1900) durch seine originellen Methoden und Untersuchungen namentlich über die physiologisch-chemischen Verhältnisse der Eiweifskörper neues Licht zu verbreiten wufste und seine Auffassung der physiologischen Chemie in seinem Lehrbuch zum Ausdruck brachte. Schliefslich löste sich in neuester Zeit die physiologische Chemie unter den Arbeiten von Hoppe-Seyler (1825—1895), Hammarsten, Bunge, Halliburton, Baumann (1846—1877), Hofmeister, Kossel und anderen nicht zum Vorteil der Physiologie als selbständige Wissenschaft ganz von der Physiologie los.

Die physikalische Richtung begründeten E. H. Weber (1795—1878), Volkmann (1801—1877), Ludwig (1816—1895), Helmholtz (1821—1894), Du Bois-Reymond (1818—1896), Fick (1829 bis 1901), Marey u. a. Vor allem schuf Ludwig eine für die Untersuchung der rein physikalischen Leistungen des Tierkörpers äufserst

wertvolle Methode von der weitesttragenden Bedeutung, indem er die rhythmischen Druckschwankungen des Pulses durch mechanische Übertragung auf einen beweglichen Schreibhebel sich selbst auf eine glatte, mit gleichmäfsiger Geschwindigkeit bewegte Papierfläche aufzeichnen liefs (Fig. 1). Diese „graphische Methode“ erwies sich als so ungemein fruchtbar, dafs sie in der Folge die weiteste Verwendung in der Physiologie fand. So wurde sie unter anderem

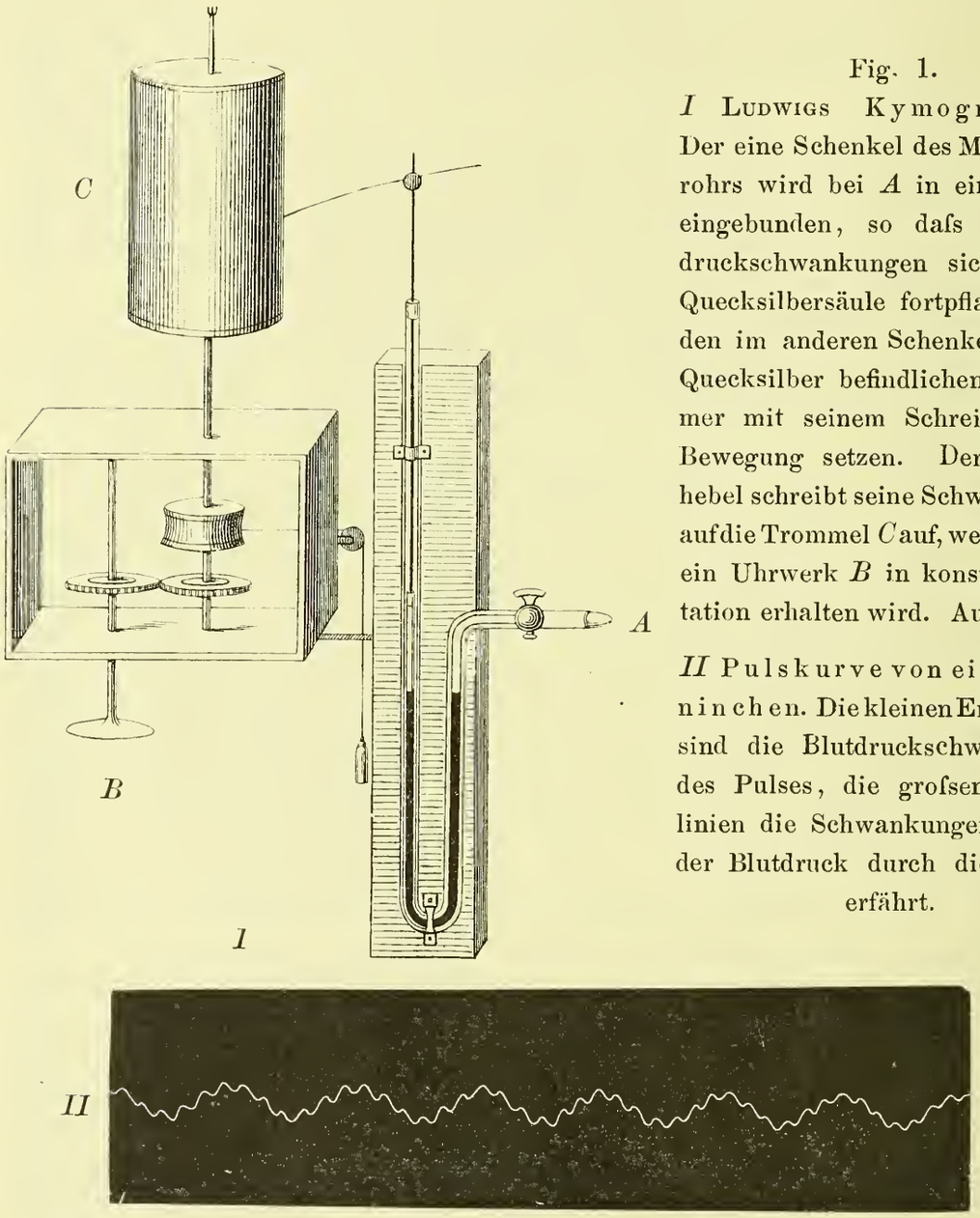


Fig. 1.

I Ludwigs Kymographion. Der eine Schenkel des Manometerrohrs wird bei *A* in eine Arterie eingebunden, so dafs die Blutdruckschwankungen sich auf die Quecksilbersäule fortpflanzen und den im anderen Schenkel auf dem Quecksilber befindlichen Schwimmer mit seinem Schreibhebel in Bewegung setzen. Der Schreibhebel schreibt seine Schwankungen auf die Trommel *C* auf, welche durch ein Uhrwerk *B* in konstanter Rotation erhalten wird. Aus Brücke.

II Pulskurve von einem Kaninchen. Die kleinen Erhebungen sind die Blutdruckschwankungen des Pulses, die grofsen Wellenlinien die Schwankungen, welche der Blutdruck durch die Atmung erfährt.

für die graphische Darstellung der Muskelzuckung, der Atembewegungen, des Herzschlages etc. verwendet. In Frankreich war es Marey, der die graphische Methode zu ungeahnter Vollkommenheit ausbildete, so dafs sie jetzt als wichtigstes Forschungsmittel dient bei allen Untersuchungen, in denen es sich um makroskopische Bewegungserscheinungen handelt. Neben der graphischen war es noch eine andere Methodik, welche für die physikalische Seite der Physiologie fundamentale Bedeutung erlangte, die umfangreiche, geistvolle,

durch E. Du Bois-Reymonds klassische Untersuchungen über die allgemeine Muskel- und Nervenphysik geschaffene Technik der galvanischen Reizung. Du Bois-Reymond hat durch die Ausbildung dieser Technik den galvanischen Strom zu einem so bequem anwendbaren, fein abstufbaren und leicht lokalisierbaren Reiz für Nerven und Muskeln gestaltet, wie es keiner der anderen Reize ist, so dafs jetzt überall, wo es sich um Reizungsversuche handelt, der galvanische Reiz immer die erste Stelle einnimmt. Die weiteste Anwendbarkeit verdankte schliefslich diese geniale physikalische Methodik der Ausbildung der vivisektorischen Technik von seiten der grofsen französischen Physiologen Magendie (1783—1855) und Claude Bernard (1813—1878). Claude Bernard führte in Frankreich die Physiologie zu ihrer höchsten Blüte, ohne dabei in Einseitigkeit zu verfallen. Er war ein philosophischer Forscher, der die allgemeinen Probleme des Lebens bei seinen Untersuchungen im Auge hatte. Kein Wunder, wenn man daher die ganze französische Physiologie von heute als Claude Bernards Schule betrachten mufs.

Neben der chemischen und physikalischen Richtung in der Physiologie traten nach Johannes Müllers Tode die übrigen Seiten etwas mehr in den Hintergrund oder wurden ganz vernachlässigt.

Die psychologische Forschung wurde besonders durch die Physiologie der Sinnesorgane, in der die genialen Untersuchungen von Helmholtz, Wundt und Hering zu den wichtigsten Ergebnissen führten, sowie durch die Physiologie des Zentralnervensystems der höheren Wirbeltiere gefördert, welche durch die epochemachenden Arbeiten von Flourens (1794—1864), Hitzig, Munk, Goltz, Schäfer, Richet, Horsley, Sherrington und anderen ausgebaut wurde. Der Versuch Preyers, die psychischen Erscheinungen des Menschen in ihrer Entwicklung während der ersten Lebensjahre zu verfolgen, ist leider bisher ziemlich vereinzelt geblieben und wird erst in allerletzter Zeit wieder im Hinblick auf praktisch pädagogische Interessen von neuem aufgenommen.

Den allgemeinen Fragen der Physiologie wurde anfangs nur wenig Aufmerksamkeit geschenkt. Die „Allgemeine Physiologie des körperlichen Lebens“ von Lotze (1851) war zwar rein spekulativ und behandelte die physiologischen Fragen vom Standpunkt des Philosophen, aber sie hätte dennoch der experimentellen Physiologie jener Zeit in wichtigen Fragen manche wertvolle Anregung bieten müssen, wenn das Interesse für allgemeine Probleme in der exakten Wissenschaft gröfser gewesen wäre. Die ausgezeichneten Arbeiten von Charles Robin: „Chimie anatomique et physiologique“ (1853) und „Anatomie et physiologie cellulaires“ (1873) sind, obwohl sie schon einen zusammenhängenden Abrifs der Anatomie und Physiologie der Zelle boten, leider ebenfalls von physiologischer Seite nur wenig gewürdigt worden. Auch die zellularpathologischen Untersuchungen und Ideen Rudolph Virchows („Zellularpathologie“ 1858), welche die Vorstellungen der ganzen Medizin von Grund aus umwälzten, haben, trotzdem sie die enorm praktische Bedeutung allgemein-physiologischer Untersuchungen an der Zelle auf das augenfälligste zeigten, doch bis vor kurzer Zeit auf die Entwicklung der Physiologie kaum den geringsten Einfluſs gehabt, weil die Physiologie durch Fragen speziellerer Art kaptiviert war. Mehr Aufmerksamkeit erregten dagegen die „Leçons sur les phénomènes de la vie communs aux animaux et végétaux“

Claude Bernards (1878), die eine Reihe von allgemeinen Lebensfragen in klassischer Form, wenn auch etwas ungleichmäfsig, behandelten. Gleichmäfsiger suchte Preyer die Fragen der allgemeinen Physiologie zu erörtern in seinen „Elementen der allgemeinen Physiologie“ (1883), die sich aber leider mit einem schematischen Abrifs des Gebietes begnügten. Schliefslich lieferten die Untersuchungen der Histologen und Zoologen manchen Beitrag zur Physiologie der Zelle, und besonders wurde die Physiologie der Fortpflanzung, Befruchtung, Entwicklung und Vererbung in unserer Zeit von dieser Seite ganz der eigentlichen Physiologie abgenommen und mit grofsem Erfolg zu einem selbständigen Gebiet ausgebaut. „Die Zelle und die Gewebe“ von O. Hertwig (1892), die „Gesammelten Abhandlungen über Entwicklungsmechanik“ von W. Roux (1895), „La structure du protoplasme et les théories sur l'hérédité etc.“ von Yves Delage (1895), sowie „Praxis und Theorie der Zellen- und Befruchtungslehre“ von V. Haecker (1899) liefern Zusammenfassungen der grofsen Leistungen auf diesem speziellen Gebiet.

Die vergleichende Methode wurde seit Johannes Müller in der Physiologie nicht mehr angewandt, man müfste denn die wenigen Arbeiten, welche hin und wieder an anderen Versuchstieren als dem üblichen Hund, Kaninchen oder Frosch ausgeführt wurden, als vergleichende betrachten.

Unabhängig von der übrigen Physiologie entwickelte sich indessen die Pflanzenphysiologie zu einer selbständigen blühenden Wissenschaft, ja, die ausgezeichneten Arbeiten von Hofmeister, Nägeli, Sachs, Pfeffer, Strasburger, Berthold, Stahl, Detmer, Haberland, Molisch u. a. haben sie in neuerer Zeit zu dem vollkommensten Zweige der Physiologie überhaupt gemacht. Es liegt dies einerseits in dem Umstand, dafs alle Lebensverhältnisse in der Pflanze bedeutend einfacher und übersichtlicher sind als im tierischen Organismus, anderseits aber auch darin, dafs sich die Pflanzenphysiologie gewisse Erfahrungen der Naturwissenschaft zu nutze gemacht hat, die in der Tierphysiologie teils wenig, teils überhaupt noch nicht Verwendung gefunden haben.

Es sind besonders drei der gröfsten Entdeckungen des verflossenen Jahrhunderts, von deren weiterer Auswertung die Physiologie noch grofse Erfolge erwarten darf.

Die eine dieser gewaltigen Entdeckungen ist das bereits von Robert Mayer (1814—1878) mit Bestimmtheit ausgesprochene, von Helmholtz in umfassendster Weise begründete Gesetz von der Erhaltung der Energie. Die modernen chemischen Untersuchungen hatten bereits zur Erkenntnis des Gesetzes von der Erhaltung des Stoffes geführt, indem sie zeigten, dafs die Stoffmenge, die Menge der Atome in der Welt eine konstante sei, dafs durch kein Mittel in der Welt das kleinste Atom vernichtet oder neugebildet werden könnte. Das Gesetz von der Erhaltung der Energie wies die gleiche Konstanz für die Summe des Arbeitskapitals im Weltall nach. „Energie“ kann ebensowenig vernichtet oder neugebildet werden wie Materie, und wo uns Energie zu verschwinden oder zu entstehen scheint, da geht sie in Wirklichkeit nur aus einer Form in die andere über. Unter den Energieformen, die wir kennen, unterscheiden sich zwei Modifikationen: Lebendige oder kinetische Energie, insofern dieselbe in Aktion ist, d. h. Bewegung erzeugt,

und Spannkraft oder potentielle Energie, insofern sie latent ist, aber unter bestimmten Bedingungen in Aktion treten kann. So geht z. B. die Spannkraft, welche einst aus Umformung der lebendigen Energie der Sonnenstrahlen durch die Tätigkeit der Pflanzen zur Steinkohlenzeit gebildet und als chemische Affinität in Form gewaltiger Kohlenlager aufgespeichert worden ist, beim Verbrennen der Kohle in Wärme über. Die Wärme ihrerseits wird durch die Dampfmaschinen, die mit Kohle geheizt werden, wieder in die Energieform der mechanischen Arbeit umgesetzt, und diese kann von einer Dynamomaschine in Elektrizität verwandelt werden, um schliefslich zur Erzeugung elektrischen Lichtes zu dienen. So machen wir täglich das erstaunliche Experiment, dafs wir die lebendige Kraft des Sonnenstrahls, der einst in der Steinkohlenzeit von der Pflanze zur Aufspeicherung von Kohlenstoff verbraucht wurde, nach vielen Millionen von Jahren jetzt wieder in die ursprüngliche Energieform des Lichtes zurückverwandeln und unsere Nächte mit dem Glanze der Sonne erhellen, die in unvordenklicher Zeit schon einmal die Erdoberfläche beschien. (Vergl. Bunge.)

Die Anwendung des Gesetzes von der Erhaltung der Energie auf die Energetik der Organismen ist zwar von Robert Mayer schon versucht und später noch mehrfach in Angriff genommen worden, auch ist sogar durch die kalorimetrischen Untersuchungen von Dulong, Helmholtz, Rubner und anderen der experimentelle Nachweis erbracht worden, dafs das Gesetz von der Erhaltung der Energie in der lebendigen Natur ebensowohl Gültigkeit besitzt wie in der leblosen; aber über das Energiegetriebe bei den einzelnen Leistungen des Körpers über die Umformungen, welche die Energie auf ihrem Wege durch die lebendige Substanz erfährt, sind unsere Kenntnisse noch immer äufserst spärlich, und erst in neuester Zeit hat das Interesse begonnen, sich intensiver diesen Problemen zuzuwenden. Verhältnismäfsig am weitesten vorgeschritten ist hier die Pflanzenphysiologie, die besonders den ausgezeichneten Untersuchungen Pfeffers über die Energetik der Pflanzenzelle wichtige Aufschlüsse und Wegweisungen verdankt. Auf dem Gebiet der Energetik der lebendigen Substanz bleibt der Zukunft noch ein weites Feld voller dankbarer Arbeit, die sich besonders fruchtbar gestalten dürfte, wenn die neueren Errungenschaften der physikalischen Chemie, vor allem die Erfahrungen über Osmose, Diffusion, Oberflächenspannung, Katalyse, Ionenwirkung etc. mehr als bisher bei der Analyse der Lebensvorgänge in der Zelle Berücksichtigung finden werden.

Die zweite der grofsen Entdeckungen, die hauptsächlich der Pflanzenphysiologie zu ihren bedeutendsten Erfolgen verholfen hat, die aber in der Tierphysiologie erst in der letzten Zeit angefangen hat, eine gröfsere Bedeutung zu gewinnen, war die Entdeckung vom Aufbau der Organismen aus Zellen. Die Keime der Zellentheorie erwuchsen aus dem Boden der Botanik. Die Mikroskopiker des 17. und 18. Jahrhunderts, besonders Malpighi, Treviranus, Mohl, Meyer, fanden bereits, dafs die Pflanzen aus kleinen mikroskopischen Kammern oder Zellen und langgestreckten Röhren aufgebaut sind, die einen flüssigen Inhalt besitzen. Die langgestreckten Röhren erwiesen sich alsbald als Gebilde, die aus Zellenreihen hervorgehen, indem die Querwände sich auflösen. Brown fand dann einen festeren Zellkern als ein sehr verbreitetes Gebilde in dem flüssigen Zellinhalt; aber erst

Schleiden brachte die Vorstellung zur allgemeinen Geltung, dafs alle Pflanzen aus Zellen zusammengesetzt sind, und unterschied im Inhalt der Zelle als wesentliche Bestandteile neben dem Zellsaft und dem Zellkern noch den dickflüssigen und beweglichen Pflanzenschleim, der dann von Mohl als „Protoplasma“ bezeichnet wurde. Inzwischen war auch im Tierreiche die weite Verbreitung von Zellen anerkannt worden, und Schwann begründete bald nach Schleiden die Zellentheorie auch für das Tierreich, indem er zeigte, dafs die Tiere aus Zellen oder Zellprodukten zusammengesetzt sind und in ihrer Entwicklung aus Stadien hervorgehen, die nur wenige gleichartige Zellen enthalten. Später stellte die Entwicklungsgeschichte fest, dafs überhaupt alle Organismen aus einer einzigen Zelle, der Eizelle, sich entwickeln zu einem grofsen gewaltigen Zellenstaat, in dem die verschiedenen Teile, Gewebe, Organe aus ganz spezifischen Zellenformen bestehen. Obwohl mit dieser Erkenntnis die Tatsache gegeben war, dafs die Zelle das Element des lebendigen Organismus ist, der Ort, wo sich die Lebensvorgänge abspielen, ist doch die Zelle in der Physiologie, abgesehen von der Pflanzenphysiologie und der Entwicklungsgeschichte, noch immer viel zu wenig zum Gegenstand des Studiums gemacht worden, und wir werden alsbald sehen, dafs gerade in dieser Richtung eine wesentliche Vertiefung der künftigen Physiologie zu erwarten ist.

Die dritte Entdeckung endlich, welche in der Physiologie bisher noch keine Früchte gezeitigt hat, ist die Entdeckung der Deszendenz in der Organismenwelt. Von Lamarck bereits in ihren Umrissen skizziert, von Darwin durch das Prinzip der Selektion fest begründet, hat die Deszendenzlehre auf morphologischem Gebiete schon längst den gewaltigsten Umschwung in der ganzen Forschung herbeigeführt und vor allem der modernen Morphologie ihr charakteristisches Gepräge aufgedrückt. Die Deszendenzlehre zeigt, dafs die mannigfaltigen Formen der Organismen sämtlich untereinander durch Abstammung in verwandtschaftlichen Beziehungen stehen, und zwar in der Weise, dafs alle in letzter Instanz von den einfachsten Organismen, die je existiert haben, direkt abstammen. Die Selektionstheorie zeigt eine Ursache für die ungeheure Mannigfaltigkeit der Formen in der durch den Kampf ums Dasein bedingten natürlichen Auslese, welche bewirkt, dafs unter jeder Generation im Kampf ums Dasein immer nur diejenigen Individuen am Leben bleiben, die den jeweiligen äufseren Verhältnissen am besten entsprechen, d. h. am zweckmäfsigsten angepafst, also am lebensfähigsten sind. So hat die uralte Idee des Empedokles von der Deszendenz und der allmählichen Veränderung der Organismenwelt durch Selektion nach mehr als zweitausendjähriger Vergessenheit durch die Darwinsche empirisch-naturwissenschaftliche Begründung in unserem Jahrhundert ihre Auferstehung gefeiert. Während die Entwicklungsgeschichte, soweit sie die Formentwicklung der Organismen betrifft, durch die mächtige Anregung, die sie infolge der Darwinschen Lehre besonders von seiten Haeckels und seiner Schüler erfuhr, zu einer bewundernswerten Blüte gelangte, hat die Physiologie sich bisher der Entwicklungsidee noch nicht bemächtigt. Die Entwicklung der Lebenserscheinungen, die Entstehung und Ausbildung der vielen Funktionen, welche die einzelnen Teile des lebendigen Körpers versehen, ist bisher noch nahezu eine Terra incognita. Die Arbeiten Preyers über die Entwicklung der Organfunktionen beim Embryo haben leider keine Fortführung erfahren.

Nur ein physiologisches Problem der Entwicklungslehre ist in den letzten Dezennien, und zwar auch dieses fast ausschliefslich von zoologischer Seite, ungemein lebhaft erörtert worden, das Problem der Vererbung. Dennoch ist man auch hier an einem Punkte angelangt, wo nur die experimentelle Physiologie einen neuen Fortschritt herbeizuführen im stande ist.

III. Die Methodik der physiologischen Forschung.

Wir haben das Problem der Physiologie, ihre Aufgabe, die Lebenserscheinungen zu erklären, kennen gelernt; wir haben ferner in grossen Zügen gesehen, wie sich die physiologische Forschung im Laufe der Geschichte entwickelt hat: jetzt, nachdem unsere Betrachtung beim augenblicklichen Stande der Physiologie angelangt ist, entsteht uns die Pflicht, einerseits rückschauend auf die Entwicklung der Wissenschaft das Fazit zu ziehen, uns zu vergegenwärtigen, was die Physiologie bisher in der Richtung auf das angegebene Ziel hin geleistet hat, und anderseits vorwärts blickend zu prüfen, welchen weiteren Weg wir zu wählen haben, um schliefslich zu unserem Ziele zu kommen.

A. Das bisherige Ergebnis der physiologischen Forschung.

Was haben wir bisher erreicht? Unser Ziel ist, die Lebenserscheinungen zu erklären, d. h. ihre elementaren Ursachen aufzusuchen, sie in kausalen Zusammenhang miteinander zu setzen, zu sehen, ob ihre elementaren Ursachen dieselben sind wie die der Erscheinungen in der anorganischen Natur. Was haben wir in dieser Richtung hisher erreicht?

Die Antwort darauf fällt wenig ermutigend aus. Wir haben, wenn wir genau die einzelnen Gebiete der Physiologie durchmustern, bisher eigentlich nichts kennen gelernt als die groben mechanischen und chemischen Leistungen des Wirbeltierkörpers. Die Ursachen, auf denen diese Leistungen beruhen, sind uns bisher noch zum gröfsten Teil völlige Rätsel.

Wir wissen, dafs die Atmung beruht auf den Gesetzen der Aërodynamik, indem durch rhythmische Verminderung und Erhöhung des Luftdrucks in den Lungen infolge der Kontraktion und Expansion der Atemmuskeln die Luft in den Lungen passiv ein- und ausströmt, wobei ihr durch die roten Blutkörperchen des Blutes der Sauerstoff entzogen und chemisch an die Substanz der Blutkörperchen gebunden wird. Wie aber die Kontraktion der Atemmuskeln zu stande kommt, welche Vorgänge die als Kontraktion und Expansion bezeichnete Formveränderung und Kraftleistung in der einzelnen Muskelzelle herbeiführen und welche Ursachen in den Ganglienzellen des Atemzentrums die Impulse für die Kontraktion der Atemmuskeln produzieren, davon haben wir kaum eine Vorstellung.

Wir wissen ferner, dafs die Zirkulation des Blutstromes in unserem Körper erfolgt nach den Gesetzen der Hydrodynamik, dafs sie bedingt ist durch die rhythmischen Schwankungen der Druckdifferenzen innerhalb des Gefäfssystems, welche durch die Kontraktion und Expansion des Herzmuskels herbeigeführt werden. Hier haben wir wieder genau dasselbe Problem; denn wie die rhythmischen Kon-

traktionen des Herzmuskels zu stande kommen, deren Ursachen, wie Engelmann neuerdings bewiesen hat, in der lebendigen Substanz der Muskelzellen selbst gelegen sind, darüber hat uns die Physiologie nur wenig berichtet.

Wir wissen weiter, dafs die Verdauung der aufgenommenen Nahrung stattfindet streng nach chemischen Gesetzen, indem die von den Drüsenzellen des Verdauungskanals sezernierten chemischen Stoffe die Nahrung chemisch umsetzen, genau so, wie wir das mit Hilfe dieser Verdauungssekrete auch aufserhalb des Körpers im Reagenzglase nachahmen können. Wie aber die Drüsenzelle dazu kommt, gerade ihr spezifisches Sekret zu sezernieren, warum die Speicheldrüsenzelle nur Ptyalin, die Magendrüsenzelle nur Pepsin produziert, obwohl beiden durch das Blut die gleiche Nahrung zugeführt wird, das läfst die physiologische Chemie vorläufig noch unerklärt.

Wir wissen weiter, dafs bei der Resorption die durch die Verdauungssäfte chemisch veränderten und löslich gemachten Nahrungsstoffe durch die Zellen der Darmwand in den Körper aufgenommen werden, und man hat lange Zeit geglaubt, dafs diese Aufnahme allein nach den physikalischen Gesetzen der Filtration und Diffusion erfolge. Allein Heidenhain hat gezeigt, dafs diese Gesetze durchaus nicht ausreichen, um die Durchwanderung der gelösten Nahrungsstoffe durch die Darmwand zu erklären. Vielmehr nehmen die Zellen der Darmwand aktiv bestimmte Stoffe in sich auf, während sie anderen den Durchtritt erschweren oder verweigern. Wie ein solches „Auswahlvermögen“ der Darmepithelzelle aber mechanisch zu erklären sei, darüber hat die Physiologie bisher kaum die allgemeinsten Vermutungen geäufsert.

Wir haben ferner gesehen, wie sich bei der Entwicklung des menschlichen Körpers die früher so wunderbare Aufeinanderfolge ganz bestimmter Formenstadien bis zum fertigen Menschen hinauf auf Grund des „biogenetischen Grundgesetzes“ in natürlicher Weise verstehen läfst. Wie aber bei dieser Entwicklung von den aus der Teilung desselben Eies hervorgehenden Zellen die einen zu Drüsen-, die anderen zu Nerven-, die dritten zu Oberhautzellen etc. werden, ist vorläufig noch eine ganz unentschiedene Streitfrage.

Wir haben erkannt, dafs die Bewegungen der Skelettknochen, der Arme, der Beine, der Gelenke etc. nach rein mechanisch mathematischen Prinzipien, speziell nach dem Gesetz der Hebelwirkung, erfolgen. Was aber die Bewegung der Skelettknochen bewirkt, d. h. die Tätigkeit der Skelettmuskeln, ist wieder dasselbe Rätsel, auf das wir schon mehrmals gestofsen sind: die Kontraktion der Muskelzelle.

Wir wissen auf Grund des Gesetzes von der Erhaltung der Energie, dafs die vom lebendigen Körper produzierte Wärme und Elektrizität aus den chemischen Veränderungen stammt, welche die aufgenommene Nahrung in den Geweben des Körpers durchmacht. Mit welchen chemischen Prozessen aber die Zellen der einzelnen Gewebe an dieser gesamten Wärme- und Elektrizitätsproduktion beteiligt sind, das ist unserer Kenntnis fast gänzlich verborgen.

Wir wissen endlich, dafs die höheren Sinnesorgane des Menschen nach dem Prinzip physikalischer Apparate konstruiert sind, das Auge beispielsweise nach dem Prinzip einer Camera obscura, so dafs nach den Gesetzen der Lichtbrechung im Hintergrund des Auges

ein verkleinertes, umgekehrtes Bild von den Dingen der Aufsenwelt entsteht. Was aber dabei in den Zellen der Netzhaut vorgeht und wie von hier aus durch Vermittlung des Sehnerven die Ganglienzellen in unserem Gehirn veranlafst werden, in uns die Vorstellung des betreffenden Bildes zu erzeugen, das bleibt noch immer ein Rätsel.

Wir könnten diese Aufzählung noch lange fortsetzen, aber das bisher Gesagte genügt schon, um eine allgemeine Erscheinung daraus zu erkennen. Überall, auf allen einzelnen Gebieten der Physiologie, wo wir uns auch umblicken mögen: sobald wir die groben Leistungen des Körpers etwas tiefer verfolgen, bis da, wo sie der Tätigkeit der einzelnen Zellen entspringen, immer stofsen wir auf ungelöste Rätsel. Ja, wer pessimistisch ist, könnte verführt werden, mit Bunge[1]) zu behaupten: „Alle Vorgänge in unserem Organismus, die sich mechanistisch erklären lassen, sind ebensowenig Lebenserscheinungen wie die Bewegungen der Blätter und Zweige am Baume, der vom Sturme gerüttelt wird, oder wie die Bewegungen des Blütenstaubes, den der Wind hinüberweht von der männlichen Pappel zur weiblichen.“ Verzweifelt man aber so an der chemisch-physikalischen Erklärung der Lebenserscheinungen, so bleibt nichts anderes übrig, als seine Zuflucht wieder zu der längst begrabenen Lebenskraft zu nehmen. In der Tat hat sich in neuester Zeit wieder an verschiedenen Orten das alte Gespenst der Lebenskraft gezeigt. So ist es neuerdings bei Hanstein, bei Kerner, bei Rindfleisch, bei Driesch und anderen Naturforschern gesehen worden.

Noch viel mehr wird man jedoch geneigt sein, zu verzweifeln, wenn man das Gebiet der psychischen Erscheinungen mit heranziehen will. Zwar hat die Gehirnphysiologie und die Physiologie der Sinnesorgane manche Aufklärung gegeben über die materiellen Verhältnisse, mit welchen wir uns die Existenz gewisser psychischer Prozesse verbunden denken, dennoch aber bleibt das uralte Rätsel von den Beziehungen zwischen Körper und Geist und das Bedürfnis nach seiner Lösung, das schon im frühesten Altertum der denkende Verstand so intensiv gefühlt hat, wie es scheint, für die Naturwissenschaft unberührt bestehen.

Bei diesem Stande der Dinge drängt sich dem verzweifelnden Geiste des Forschers immer ungestümer und hartnäckiger die Frage auf: Sind denn unserer Erkenntnis der Lebenserscheinungen wirklich Grenzen gezogen, und wo liegen diese Grenzen, oder sind wir auf einem falschen Wege, war unsere Fragestellung an die Natur fehlerhaft, so dafs wir ihre Antwort nicht verstanden?

B. Das Verhältnis der Psychologie zur Physiologie.

1. Die Frage nach den Grenzen des Naturerkennens.

Sind wir auf dem Punkte angelangt, wo an uns die Frage herantritt: Gibt es Grenzen in unserer Naturerkenntnis, und wo liegen sie, eine Frage, die gerade in unserem, auf die Erfolge der Naturwissenschaften so stolzen Zeitalter bereits wiederholt aufgetaucht und in verschiedenartiger Weise behandelt worden ist, so knüpfen wir den Faden unserer Betrachtung am zweckmäfsigsten an die bekannte Rede

1) G. Bunge: „Lehrbuch der physiologischen und pathologischen Chemie“. II. Auflage. Leipzig 1889.

E. Du Bois-Reymonds „Über die Grenzen des Naturerkennens“ [1]) an, in welcher er das Thema in seiner unvergleichlich künstlerischen Weise behandelt hat.

Da bei dem leider so weit verbreiteten Mangel philosophischer Betrachtungsweise in der heutigen Naturforschung nicht selten die merkwürdigsten Vorstellungen über die Grundlagen der Naturerkenntnis angetroffen werden, ein Umstand, welcher der spekulativen Philosophie leider in diesem Punkte die Berechtigung verleiht, mit Geringschätzung auf ihre Nebenbuhlerin in der Erkenntnis der Wahrheit, die Naturforschung, herabzublicken, so ist es notwendig, auf die diesbezüglichen Fragen etwas genauer einzugehen und zunächst den Grenzen der Erkenntnis nicht bloſs in der organischen, sondern in der gesamten Natur nachzuforschen.

Unter Zugrundelegung der Atomtheorie definiert Du Bois-Reymond, um einen festen Punkt zu gewinnen, auf dem er seine Betrachtung aufbaut, die Naturerkenntnis folgendermaſsen: „Naturerkennen — genauer gesagt, naturwissenschaftliches Erkennen oder Erkennen der Körperwelt mit Hilfe und im Sinne der theoretischen Naturwissenschaft — ist Zurückführen der Veränderungen in der Körperwelt auf Bewegungen von Atomen, die durch deren von der Zeit unabhängige Zentralkräfte bewirkt werden, oder Auflösen der Naturvorgänge in Mechanik der Atome.“ In der Tat hat die neuere Naturforschung in groben Umrissen bereits zu zeigen vermocht, wie sich die Naturerscheinungen aus bestimmten Bewegungen von Atomen herleiten lassen.

Einer Fiktion von Laplace folgend, der sich einen bis zum höchsten Grade vervollkommneten Menschengeist vorstellt, welcher eine solche Kenntnis von den Bewegungen der Atome besäſse, wie wir sie in der Astronomie von der Bewegung der Gestirne annähernd besitzen, fährt nun Du Bois-Reymond fort: „Denken wir uns alle Veränderungen in der Körperwelt in Bewegung von Atomen aufgelöst, die durch deren konstante Zentralkräfte bewirkt werden, so wäre das Weltall naturwissenschaftlich erkannt. Der Zustand der Welt während eines Zeitdifferentiales erschiene als unmittelbare Wirkung ihres Zustandes während des vorigen und als unmittelbare Ursache ihres Zustandes während des folgenden Zeitdifferentiales. Gesetz und Zufall wären nur noch andere Namen für mechanische Notwendigkeit. Ja, es läſst eine Stufe der Naturerkenntnis sich denken, auf welcher der ganze Weltvorgang durch *eine* mathematische Formel vorgestellt würde, durch *ein* unermeſsliches System simultaner Differentialgleichungen, aus dem sich Ort, Bewegungsrichtung und Geschwindigkeit jedes Atoms im Weltall zu jeder Zeit ergäbe.“

Von einem solchen „Laplaceschen Geist“, der bis zu dieser Erkenntnis zu dringen vermöchte, ist nun zwar, das ist nicht zu verschweigen, der menschliche Geist nur „ein schwaches Abbild“; immerhin aber ist er von ihm „nur gradweise verschieden“, und wir können in den Leistungen des Laplaceschen Geistes das Ideal erblicken, dem die Entwicklung des menschlichen Geistes immer mehr und mehr sich nähert. Stellen wir uns also einmal vor, wir hätten

---

[1]) E. Du Bois-Reymond: „Über die Grenzen des Naturerkennens“. In: Reden, erste Folge. Leipzig 1886.

dieses Ideal erreicht und wären im Besitze der „Weltformel“. Was wäre dann gewonnen?

Um eine bestimmte Naturerscheinung zu erklären, brauchten wir dann nur in der Weltformel bestimmte, aus der Beobachtung sich ergebende Werte einzusetzen, und wir würden durch Rechnung die betreffende Erscheinung als notwendige Konsequenz unserer bekannten Beobachtungen nachweisen können. Durch dieses Spiel würde unser Kausalitätsbedürfnis vielleicht eine Weile gefesselt werden, bald aber würde es von neuem sich frei machen und uns mit lauter und lauter werdender Stimme zurufen: gut, wir können jetzt alle Erscheinungen der Körperwelt in ihrem kausalen Zusammenhang untereinander verstehen, wir können sie als ganz bestimmte Bewegungen von Atomen erklären; aber was ist denn nun ein Atom? Hier stehen wir nach DU BOIS-REYMONDS Auffassung bereits an der einen Grenze des Naturerkennens.

Was ein Atom ist, d. h. was mit Kraft begabte Materie ist, darüber klärt uns die Weltformel nicht auf. Und fragen wir uns, wie wir zu dem Begriff des Atoms kommen, so finden wir, dafs wir es uns nur als einen aus fortgesetzter Teilung eines Körpers hervorgegangenen, äufserst kleinen, nicht weiter teilbaren Elementarteil des Körpers vorstellen. Aber indem wir uns einen Körper immer weiter und weiter geteilt denken bis in seine Atome, erhalten wir doch durch die Teilung nichts anderes als Körper. Auch die Atome sind immer noch Körper und haben deren allgemeine Eigenschaften. Wir können daher nicht erwarten, durch die Teilung etwas zu erhalten, das uns über das Wesen des Körpers aufklärt. Wenn wir eine unbekannte Erscheinung aus der Bewegung von Atomen erklären, so zerlegen wir sie eben nur in eine Summe von unbekannten Teilerscheinungen. Was ein Atom ist, erfahren wir auf keine Weise, denn das Atom hat immer nur die Eigenschaften, die wir ihm selbst beilegen auf Grund der sinnlichen Wahrnehmung dessen, was uns die grofsen Körper zeigen, d. h. es ist undurchdringlich, geformt, bewegt etc. Über das Wesen der kraftbegabten Materie, d. h. dessen, woraus die Körperwelt besteht, erlangen wir nicht die geringste Aufklärung. Unser Kausalitätsbedürfnis bleibt also in diesem Punkte unbefriedigt, und wir befinden uns im Verfolg dieser Auffassungsweise an der ersten Grenze unserer Erkenntnis.

Aber diese Grenze ist nicht die einzige. Stellen wir uns wieder vor, wir hätten, wie DU BOIS-REYMOND sich ausdrückt, „astronomische Kenntnis“ der Körperwelt, d. h. wir hätten dieselbe mathematisch genaue Kenntnis von den Bewegungen der Atome, wie wir sie von den Bewegungen der Himmelskörper haben, so würden wir damit zwar alle Erscheinungen der Körperwelt verstehen, aber wir würden nicht begreifen, wie Bewufstsein entsteht, wie überhaupt eine psychische Erscheinung, und sei sie die allereinfachste, zu stande kommt. Hätten wir z. B. „astronomische Kenntnis“ unseres Gehirns, so wüfsten wir die Lage und die Bewegung jedes einzelnen Atoms in jedem Augenblicke; wir könnten auch genau verfolgen, mit welchen materiellen Veränderungen, mit welchen Umlagerungen und Bewegungen der Atome die einzelnen psychischen Erscheinungen untrennbar verbunden wären, und „es wäre“, wie DU BOIS-REYMOND sagt, „grenzenlos interessant, wenn wir, so mit geistigem Auge in uns hineinblickend, die zu einem Rechenexempel gehörige Hirnmechanik sich

abspielen sähen, wie die Mechanik einer Rechenmaschine; oder wenn wir auch nur wüfsten, welcher Tanz von Kohlenstoff-, Wasserstoff-, Stickstoff-, Sauerstoff-, Phosphor- und anderen Atomen der Seligkeit musikalischen Empfindens, welcher Wirbel solcher Atome dem Gipfel sinnlichen Genieſsens, welcher Molekularsturm dem wütenden Schmerz beim Miſshandeln des Nervus trigeminus entspricht."

Dies alles könnten wir bei „astronomischer Kenntnis" des Gehirns wissen. Wir könnten uns so durch Selbstbeobachtung überzeugen, daſs Bewuſstsein mit Bewegung von Atomen untrennbar verbunden ist. Was uns aber bei alledem immer verschlossen bleibt, das ist die Art und Weise, wie Bewuſstsein entsteht, wie die einfachste psychische Erscheinung zu stande kommt. Würden wir die Bewegung der einzelnen Atome im Gehirn auch noch so genau verfolgen, wir würden immer nur Bewegung, Zusammenstöſse und wieder Bewegung von Atomen sehen. So ist es offenbar, daſs wir das Bewuſstsein, die psychischen Erscheinungen aus Bewegungen von Atomen, also mechanisch zu erklären unmöglich im stande sind, und wir befinden uns an einer zweiten Grenze des Naturerkennens, die nicht minder unübersteiglich erscheint, wie die Grenze, welche sich der Erkenntnis von Materie und Kraft in den Weg stellt.

Wie aber verhielte sich die zweite Grenze des Naturerkennens, wenn wir die erste als überschritten, wenn wir das Rätsel von Materie und Kraft gelöst dächten? Wäre sie dann auch noch unübersteiglich, oder wäre sie damit auch zugleich überschritten? Man kann sich offenbar vorstellen, daſs das Bewuſstsein oder vielmehr die einfachste Form der Psyche bereits zum Wesen eines Atoms gehöre, daſs es also mit der Erkenntnis des Wesens der Materie gleichfalls erkannt wäre. Diese Vorstellung erscheint in der Tat zunächst als die einzige, welche ein mechanischer Erklärungsversuch der Erscheinungen allein annehmen könnte, und welche besonders Haeckel, der energische Vorkämpfer einer monistischen Weltanschauung unter den Naturforschern, immer vertreten hat. Du Bois-Reymond selbst streift diese Möglichkeit nur kurz, indem er sagt: „Schlieſslich entsteht die Frage, ob die beiden Grenzen unseres Naturerkennens nicht vielleicht die nämlichen seien, d. h. ob, wenn wir das Wesen von Materie und Kraft begriffen, wir nicht auch verständen, wie die ihnen zu Grunde liegende Substanz unter bestimmten Bedingungen empfindet, begehrt und denkt. Freilich ist diese Vorstellung die einfachste und nach bekannten Forschungsgrundsätzen bis zu ihrer Widerlegung der vorzuziehen, wonach, wie vorhin gesagt wurde, die Welt doppelt unbegreiflich erscheint. Aber es liegt in der Natur der Dinge, daſs wir auch in diesem Punkte nicht zur Klarheit kommen, und alles weitere Reden darüber bleibt müſsig." Du Bois-Reymond entschlieſst sich daher, „gegenüber dem Rätsel, was Materie und Kraft seien und wie sie zu denken vermögen," zu völliger Entsagung und ruft der Naturforschung nicht nur ein augenblickliches „Ignoramus" zu, sondern für alle Zeiten ein apodiktisches „Ignorabimus".

2. Körperwelt und Psyche.

Wir sind der Betrachtung Du Bois-Reymonds so ausführlich gefolgt, um uns zu überzeugen, daſs sich uns auf dem Wege der Erkenntnis, den seine Betrachtung voraussetzt, den er als Ausgangspunkt benutzt,

sehr bald Grenzen entgegenstellen, die uns die Welt als unbegreiflich erscheinen lassen. Dem unermüdlich weiter denkenden Verstande, dem die ewige Entsagung schwer fällt, mufs hier die Frage aufstofsen, ob dieser Weg der Erkenntnis der rechte war, ob die vorausgesetzte Definition des Naturerkennens, nach welcher Erkennen Auflösen in Mechanik von Atomen ist, eine zureichende Definition des Erkennens überhaupt vorstellt. Prüfen wir also zunächst diese Grundlage unserer Betrachtung und fragen wir uns, was Erkennen sei.

Wir wollen zu diesem Zweck den Begriff „Erkennen" in seinem weitesten Umfange, in seiner allgemeinsten Form fassen[1]). Erkennen heifst aber, unbekannte Erscheinungen nach den Gesetzen logischen Denkens zurückführen auf bekannte. Eine unbekannte Erscheinung ist für uns erklärt, wenn wir sie logisch zurückgeführt haben auf Elemente, die uns schon bekannt sind. Indem wir diesen Prozefs uns weiter fortgesetzt denken, kommen wir auf immer allgemeinere Erscheinungen, auf Prinzipien, die immer umfassender werden. Schliefslich mufs das dazu führen, dafs alles erklärt, alles zurückgeführt worden ist auf Ein Bekanntes. Die monistische Erkenntnis ist die letzte Konsequenz alles wissenschaftlichen Tuns. Wenn wir alle Erscheinungen zurückgeführt hätten auf Ein bekanntes Prinzip, dann hätten wir die Welt vollständig erkannt und erklärt. Diese Zurückführung müfste aber ohne Hypothese stattfinden, denn sonst ist unser Erkenntnisbestreben nicht befriedigt. Also hypothesenlose Zurückführung auf Ein Bekanntes, das wäre die letzte Forderung alles wissenschaftlichen Erkennens.

Wenn wir das anwenden auf das Problem, das vor uns liegt, auf das Verhältnis von Körperwelt und Psyche, so müssen wir verlangen, dafs die Wissenschaft die beiden grofsen Erscheinungskomplexe auf Eine Gröfse zurückführt, die uns bekannt sein mufs — und zwar ohne Hypothese. Dann wäre das Problem des Zusammenhanges zwischen Leib und Seele gelöst.

Sehen wir uns nun an, wie die Versuche der Wissenschaft ausgefallen sind! Wir können hier nicht die ganze Geschichte der Philosophie, die eine lange Reihe von Versuchen in dieser Richtung bildet, Revue passieren lassen; wir wollen nur einige markante Versuche herausheben.

Ein Versuch, der viel Anklang gefunden hat, ist der von Spinoza. Spinoza sagt: Das Eine, was existiert, und auf das sich alle Erscheinungen zurückführen lassen, das ist die „Substanz". Die „Substanz" ist das wirklich Existierende. Aber die „Substanz" sehen wir nicht als solche, sondern sie erscheint uns nur unter ihren Attributen, nämlich unter den Attributen des Denkens und der Ausdehnung. Die ganze Welt ist Substanz. Sehen wir sie von innen an, durch

[1]) Der folgende Abschnitt hat in dieser Auflage eine etwas veränderte Form erhalten, indem ihm die Darstellungsweise eines Vortrags zu Grunde gelegt wurde, den ich im Oktober 1901 im Lehrerverein zu Magdeburg gehalten habe. (Vergl. Schulblatt d. Prov. Sachsen, Jahrg. 41, 15. Jan. 1902.) Dadurch hat der Inhalt dieses Abschnittes keinerlei Veränderung erfahren. Es tritt vielmehr die Ableitung des psychomonistischen Standpunkts vom naiven Dualismus über den subjektiven Idealismus und Solipsismus als Durchgangsstadien noch etwas deutlicher hervor, und auf diese Art der Ableitung möchte ich um so gröfseren Wert legen, als sie mir in pädagogischer Hinsicht besonders zweckmäfsig erscheint, weil sie diese natürlichen Entwicklungsphasen der menschlichen Erkenntnis rekapituliert.

innere Beobachtung in uns selbst, dann erscheint sie uns immer unter dem Attribut des Denkens, also als Psyche. Sehen wir sie aber von aufsen her an, so erscheint sie uns unter dem Attribut der Ausdehnung, also als Körperwelt. Die Körperwelt und Psyche sind also nur das Resultat zweier Betrachtungsweisen eines und desselben Dinges, der Substanz. Damit wäre eine monistische Auffassung gewonnen. Aber ist das wirklich ein Monismus?

Wenn wir die unbarmherzige Sonde der Kritik an diesen Spinozistischen Grundgedanken anlegen, müssen wir sagen: eine wirkliche Befriedigung unserer wissenschaftlichen Forderungen im monistischen Sinne liefert er uns nicht. Die Substanz selbst können wir nicht einheitlich wahrnehmen, wir können sie immer nur erkennen unter der Form ihrer beiden Attribute. Was wir also wirklich erkennen, ist nicht Eins, sondern bleibt immer doppelt.

Wir sehen also: Spinoza überwindet den Dualismus nur scheinbar, dadurch, dafs er als das Eine, als das „Monon" aufstellt: die Substanz. Aber die Substanz ist für uns in Wirklichkeit gar nicht ein Monon, sondern eine Dualität. Sagen wir dennoch: Körperwelt und Psyche ist Eins, nur von zwei Seiten betrachtet, dann ist dieses Eine als Einheit in Wirklichkeit wieder nicht bekannt. Auf dem einen wie auf dem anderen Wege der Betrachtung erfüllen wir nie die oben aufgestellte erkenntnistheoretische Grundforderung, alles zurückzuführen auf Ein Bekanntes. Also wir kommen auf diesem Wege eigentlich nicht über den Dualismus hinaus.

Ein anderer Versuch ist der des Materialismus. Es ist bekannt, wie er sich im 18. und 19. Jahrhundert entwickelt und namentlich die Naturwissenschaften beeinflufst hat. Der Materialismus sagt: Wir müssen die psychischen Erscheinungen erklären durch materielle Vorgänge; wir müssen sie so erklären, wie wir alle anderen Lebenserscheinungen erklären, das heifst mechanisch.

Genau so wie wir die Vorgänge in der Leber, im Muskel, in der Niere erklären, genau so müssen wir auch die psychischen Vorgänge erklären. Der Materialismus hofft: Die Naturwissenschaft wird schliefslich auf diesem Wege schon dahin kommen, den Zusammenhang von Körperwelt und Psyche zu erkennen. Denn, so sagt Karl Voigt in einem Gleichnis, das, wie es scheint, schon aus der Zeit Friedrichs des Grofsen stammt, die Seele verhält sich zum Gehirn genau so wie die Galle zur Leber oder wie der Harn zu den Nieren. Das ist der schärfste Ausdruck der materialistischen Auffassungsweise.

Fragen wir nun: Hat diese Auffassung das Problem gelöst oder auch nur einen Schritt gefördert, so müssen wir sagen: Nein. Keiner hat das packender und überzeugender gezeigt als Du Bois-Reymond in seiner oben referierten Rede über „Die Grenzen des Naturerkennens".

Die Überlegung Du Bois-Reymonds hat uns deutlich genug gezeigt, dafs der Materialismus nicht im stande ist, die Entstehung der einfachsten psychischen Erscheinungen mechanisch zu erklären. Diese Überzeugung haben auch die anderen Naturforscher nach und nach gewonnen. Viele, wie z. B. Ludwig Büchner, haben daher eine Schwenkung ausgeführt; sie haben nicht mehr an dem starren Materialismus in seiner ursprünglichen Form festgehalten, sondern sich mehr der Spinozistischen Auffassung genähert.

Es wäre indessen verkehrt, wenn wir die grofsen Verdienste des

Materialismus damit verkennen wollten. Es gibt Leute, die den Materialismus überwunden haben und sich nun nicht genug tun können, über den „krassen und rohen Materialismus“ zu schimpfen. Das ist undankbar, denn wir verdanken dem Materialismus viel: Wir verdanken ihm — um nur den wichtigsten Punkt hervorzuheben — den Sieg der Klarheit, der plastischen Anschaulichkeit über den unklaren Mystizismus und wunderverkündenden Kirchenglauben, den Sieg des Lichts über die Dunkelheit. Der Materialismus ist auch heute noch innerhalb gewisser Grenzen eine fruchtbare Vorstellung, so z. B. in der Chemie. Hier lassen sich alle Erscheinungen durch die Bewegungen der Atome erklären; und was hat die Chemie alles mit diesem Erklärungs- und Forschungsprinzip erreicht! Es wäre undankbar, wenn wir verkennen wollten, was hier die materialistische Anschauungsweise vollendet hat. Es gibt Irrtümer in der Geschichte des menschlichen Denkens, die wertvoller sind als manche Wahrheit; ein solcher fruchtbarer Irrtum ist auch der Materialismus. Aber wir müssen über ihn hinwegzukommen suchen, sobald wir wie hier auf seine Grenzen stoſsen. Jede Weltanschauung ist endlich. Sie wird alt und verfällt dem Tode, genau wie jeder Organismus. So ist auch der Materialismus als Weltanschauung heute im Absterben begriffen.

Eine neue, die dritte Anschauung, die besonders im Kreise der Physiker Verbreitung gefunden hat, ist die Anschauung des subjektiven Idealismus, jene Anschauung, die im wesentlichen von Kant ihren Ausgang genommen hat und später namentlich von Helmholtz und anderen in die Naturwissenschaft eingeführt worden ist. Der subjektive Idealismus sagt: Unser sinnliches Erkennen gibt uns nichts anderes als Empfindungen und Vorstellungen, also psychische Bestandteile. Wenn wir mit unseren Sinnesorganen die Dinge der Auſsenwelt betrachten, befühlen, so bekommen wir Empfindungen. Die Sinnesorgane sind die einzige Quelle unseres Erkennens. Aber die Empfindungen müssen doch durch irgend etwas auſserhalb unseres Körpers hervorgerufen werden. Über diese Ursachen, die hinter der Natur liegen, über diese „metaphysischen“ Ursachen können wir allerdings nichts erfahren. Hier liegt das „Ding an sich“, wie es Kant nennt, das uns seinem Wesen nach immer verschlössen bleiben wird, denn die Sinnesorgane können uns immer nur Empfindungen vermitteln, nie aber eine Erkenntnis ihrer Ursachen selbst, eine Erkenntnis der Dinge, wie sie eigentlich sind. Wir werden die Dinge selbst nie anders als durch die Brille unserer Sinnesorgane sehen.

Das ist der Gedanke des subjektiven Idealismus. Die Anhänger desselben verzichten also darauf, eine befriedigende Erklärung zu geben. Diese Lehre behält demnach immer Ein Unbekanntes, das „Ding an sich“, das als die letzte Ursache aller Dinge erscheint.

Wir wollen nun nicht fortfahren in der Betrachtung der Anschauungen, welche die Philosophen und Naturforscher hier und da geäuſsert haben. Es sollte hier nur der Anschauungen kurz Erwähnung geschehen, die im naturwissenschaftlichen Denken eine Rolle gespielt haben. Heute wird das Bedürfnis nach weiterer Erkenntnis immer dringender; die älteren Vorstellungen werden zu enge und reichen nicht mehr aus. Deshalb muſs die heutige Wissenschaft vor allem wieder die Grundlagen der Erkenntnis prüfen, damit sie die Leistungsfähigkeit und die Grenzen der Methoden kennt, damit sie nicht bei-

spielsweise mit den Methoden der Naturwissenschaft hinübergreifen will auf ein Gebiet, auf dem diese versagen, wie es der Materialismus getan hat. Rufen wir uns also die oben gestellten Bedingungen des Erkennens noch einmal ins Gedächtnis zurück. Wir wollen die Welt monistisch erklären und den Dualismus überwinden; wir wollen die Erscheinungen der Körperwelt und der Psyche zurückführen auf Eines. Dieses Eine mufs bekannt sein, und diese Zurückführung mufs lückenlos geschehen ohne Hypothese. Versuchen wir also, ob wir nicht eine Vorstellung finden, die diesen Bedingungen gerecht wird.

Gegeben ist unserer naiven Beobachtung Körperwelt und Psyche. Fragen wir, was wissen wir von beiden? Zunächst auf der einen Seite: Was wissen wir von der Psyche? Wir kennen in der Psyche Empfindungen, Vorstellungen, Gedanken, Gefühle und mannigfache Reihen und Kombinationen von diesen Reihen, kurz den ganzen Inhalt unseres subjektiven Lebens. Alle diese Dinge lassen sich aber zurückführen auf Empfindungen und Vorstellungen. Wir wollen hierbei stehen bleiben. Wir sagen, die einfachsten Elemente der Psyche sind Empfindungen und Vorstellungen; diese sind uns gegeben, diese kennen wir aus unmittelbarer Erfahrung, diese stellen eine unbestreitbare Realität dar. Sodann auf der anderen Seite: Was wissen wir von der Körperwelt? Betrachten wir irgend einen Körper! Was können wir von ihm sagen? Sehen wir uns ein Stück Kreide an! Was wissen wir von der Kreide? Die Kreide ist weifs. Weifs ist eine Empfindung. Die Kreide ist hart. Hart ist eine Empfindung. Die Kreide ist schwer. Schwer ist eine Empfindung. Die Kreide ist kalt. Kalt ist eine Empfindung. Sie hat eine Form. Da kommen wir auf die Vorstellung des Raumes. Ich kann die Kreide bewegen. Da kommen wir auf die Vorstellung der Veränderung der Lage, auf die Vorstellung der Zeit und des Raumes. Wir sehen: Empfindungen und Vorstellungen — weiter können wir nichts herausbringen. Was wir finden, was wir wissen von einem Körper, sind immer nur Empfindungen und Vorstellungen.

Nehme ich diese Dinge weg, nehme ich weifs weg, nehme ich hart weg, nehme ich schwer weg, nehme ich kalt weg, nehme ich alle Empfindungen und Vorstellungen weg, ja, dann bleibt nichts mehr übrig; dann ist der Körper auch weg. So geht es mit jedem Körper. Also auch wenn ich die ganze Körperwelt durchsuche, finde ich wieder genau dasselbe, was ich als Inhaltsbestandteile der Psyche schon gefunden habe: Empfindungen und Vorstellungen. Nehme ich schwer, hart, weifs, kalt etc. zusammen, so komme ich wieder zur Kreide, zum Körper. Das ist die Probe auf das Exempel. Vorstellungen und Empfindungen machen den Inhalt unserer Psyche aus, aus Vorstellungen und Empfindungen: weifs, hart, schwer, kalt etc. baut sich auch das auf, was ich einen Körper nenne.

Wenn ich also Körperwelt und Psyche analysiere, dann komme ich zu den gleichen Elementen: Empfindungen und Vorstellungen; ich finde die gleichen Inhaltsbestandteile für Leib und Seele. Und das sind Dinge, die mir direkt gegeben sind, die mir bekannt sind.

Wie sehr abhängig die Vorstellung der Körperwelt ist von den Empfindungen, die man hat, zeigt uns die Entwicklung des eigenen Seelenlebens. Als Kind haben wir uns die Dinge vielfach ganz anders gedacht als später. Wir können das durch die Erinnerung

feststellen. Recht schlagend zeigt uns das aber das Beispiel Blindgeborener, die später sehend geworden sind. Es gibt einige wenige Fälle dieser Art. Solche Menschen, bei denen in reiferem Alter plötzlich der Inhalt der Psyche durch eine neue Empfindungsqualität, durch die ganze Fülle der Gesichtsempfindungen erweitert wird, erfahren eine enorme Veränderung im Leben der Psyche.

Wenn wir einem Blindgeborenen eine Kugel in die Hand geben, so kennt er sie ganz genau. Er kennt alle Körper. Aber seine Vorstellung von diesen Körpern ist eine ganz andere als bei uns. Ihm erwächst die Kenntnis des Körpers hauptsächlich durch die Tastempfindungen, die bei uns erst in zweiter Linie eine Rolle spielen. Wenn nun ein solcher Mensch durch eine Operation plötzlich sehend geworden ist, und es wird ihm die Kugel gezeigt, ohne dafs er sie anfafst, so erkennt er sie nicht. Er versteht mit dem neu eröffneten Sinne die Dinge nicht, die er durch andere Sinne schon viele Jahre lang kennt. Wenn man ihm aber die Kugel in die Hand gibt, dafs er sie betasten kann, dann erkennt er sie sofort. Das zeigt, wie sehr die Vorstellungen der Körperwelt abhängig sind von unseren Empfindungen.

Diese Tatsachen sind von weittragender Bedeutung. Sie zeigen uns, dafs das, was uns als Körperwelt erscheint, in Wirklichkeit unsere eigene Empfindung oder Vorstellung, unsere eigene Psyche ist. Wenn ich einen Körper ansehe oder sonstwie sinnlich wahrnehme, so habe ich in Wirklichkeit gar nicht einen Körper aufser mir, sondern nur eine Reihe von Empfindungen in meiner Psyche. Mehr weifs ich von ihm nicht. Alles andere wäre Hypothese.

Es ist notwendig, dafs wir uns an diese fundamentale Wahrheit gewöhnen, dafs wir den Irrtum von der Existenz der Körperwelt aufserhalb unserer Psyche fallen lassen.

Diese Betrachtung der Welt wird dem einen ebenso absurd erscheinen, wie sie dem anderen selbstverständlich vorkommt. Der Zweifler findet diese Gedankenreihe seltsam und versucht, Einwände zu machen. Diese Einwände wollen wir kurz berühren.

Da wird gesagt: Wenn alles blofs Vorstellung und Empfindung ist, dann fehlt ja der Körperwelt die Realität. — Aber das ist nicht richtig. Die Körperwelt bleibt dabei so real, wie überhaupt nur etwas sein kann. Ich leugne ja nicht die Realität der Körperwelt, ich behaupte nur, die Körperwelt besteht in meiner Psyche. Meine Psyche ist aber doch durchaus real. Ja, andere Erfahrungen als in meiner Psyche kann ich gar nicht machen, und diese Erfahrungen, die ich in meiner Psyche mache, sind das einzige Reale, was ich überhaupt kenne. Ich leugne nur, dafs die Körperwelt aufserhalb meiner Psyche existiert. Also dieser Einwand fällt hin.

Nun sagt man: Das ist ja ganz richtig; Empfindung und Vorstellung kenne ich, die sind mir unmittelbar als real gegeben, aber sie müssen doch eine Ursache haben. Es herrscht doch in allem Geschehen Kausalität. Das beweist mir, dafs aufser meiner Psyche noch etwas anderes existiert. — Ja, aber woher habe ich den Begriff der Kausalität? Die Kausalität ist ein Begriff, den ich abstrahiert habe aus der Beobachtung des Geschehens in der Psyche selbst, aus der Aufeinanderfolge ihrer Inhaltsbestandteile, ihrer Empfindungen,

Vorstellungen und deren Komplexe. Mit der Kausalität komme ich also auch nicht über meine Psyche hinaus; sie kann mir nicht beweisen, dafs aufserhalb meiner Psyche noch etwas existiert. Die Ursache ist nur eine Vorstellung meiner Psyche selbst. — Das ist also ebenfalls kein Einwand.

Die Kausalität der Erscheinungen ist in der Tat immer dasjenige Moment, mit dem von verschiedenen Philosophen die Realität einer aufserhalb der eigenen Psyche existierenden „Aufsenwelt“ zu begründen gesucht wird. Wenn sich daher herausstellt, dafs das Argument selbst auf dem gleichen Irrtum beruht wie die Annahme, so liefert diese Beweisführung nur das seltsame Schauspiel, dafs etwas bewiesen wird mit dem, was bewiesen werden soll. Indem aber die scheinbar aufserhalb meiner Psyche existierende Aufsenwelt sich in Wirklichkeit nur als eine Vorstellung der Psyche selbst ergibt, und indem sich der Grund für die Annahme einer neben der Psyche existierenden Realität als eine Täuschung herausstellt, fällt die Berechtigung für die Hypothese einer selbständig für sich existierenden Aufsenwelt schlechterdings fort.

Nun noch einen dritten Einwand, der uns wieder einen Schritt weiter führt. Man sagt: Gut, ich nehme an, die Welt existiert nur als meine Vorstellung. Dann komme ich zu der wunderlichen Anschauung des Solipsismus, welcher leugnet, dafs aufserhalb der eigenen Psyche noch andere Menschen, also noch andere Vorstellungskomplexe existieren. — Der Standpunkt des Solipsismus wäre in der Tat absurd. Aber er bildet auch nicht das Ende, sondern ebenso wie der subjektive Idealismus nur ein Durchgangsstadium für die Entwicklung unseres Gedankenganges, über das wir ebenfalls hinauskommen. In Wirklichkeit zeigt die Erfahrung, dafs aufser mir noch andere Menschen existieren, und jeder Mensch kann mit der gleichen Berechtigung wie ich dieselbe Deduktion anstellen. Aber hier kommt nun der springende Punkt. Was ist das „Ich“, was ist ein „anderer“ Mensch in Wirklichkeit? Es sind nur Vorstellungskomplexe. Als etwas anderes sind sie schlechterdings nicht bekannt, und so fällt der Gegensatz zwischen meiner Psyche und der der anderen Menschen für die erkenntnistheoretische Analyse der letzten Realität überhaupt weg. Dann kann ich in dieser Beziehung gar nicht von mir, gar nicht von meiner Psyche sprechen, sondern ich kann nur sprechen von der Psyche, denn es gibt nur eine Psyche, und die Vorstellungen „Ich“ und „Andere“ sind Inhaltsbestandteile dieser Psyche. Alle Empfindungen, alle Vorstellungen, alle Reihen und Komplexe von solchen, wie die Vorstellungen des Raumes, der Zeit, der Kausalität, der Körperlichkeit etc. sind nichts als Inhaltsbestandteile der Psyche. Es existiert nichts aufser der Psyche, es existiert in Wirklichkeit nur eine grofse Fülle von psychischen Elementen, mit einem Worte eben: die Psyche. Mit dem Tode des Individuums erlischt wie im traumlosen Schlafe nur die Vorstellung des individuellen Ich als eines solchen, nicht aber die Welt, d. h. die Psyche überhaupt. Das letztere wäre nur der Fall vom Standpunkte des Solipsismus aus. Vom Standpunkte des „Psychomonismus“ aber, wie wir die Auffassung, zu der wir eben gelangten, nennen können, ist das einzelne Ich nur eine vorübergehende Kombination unsterblicher psychischer Elemente. Es bestehen noch ungeheuer viele andere „Ichs“, die weiter leben, die weiter sich verändern und neue Vorstellungskombinationen bilden, wie im Kaleido-

skop. So sind die Ideen, die das einzelne Ich hervorbringt, nicht verloren. Sie leben weiter in anderen Kombinationen in anderen „Ichs“ als Entwicklungsglieder der ewigen Psyche.

Auf diesem Wege sind wir also bei unserer Analyse der Welt zu einer Einheit gekommen und damit zu einer monistischen Anschauung, zum Psychomonismus.

Wir wollten alle Erscheinungen auf Eins zurückführen ohne Hypothese. Wir haben nun ohne Hypothese alles zurückgeführt auf Eins, das uns bekannt ist, und wir wissen nun: Es existiert nur Eines und das ist die Psyche.

Obwohl diese ganze Betrachtung manchem auf den ersten Blick befremdlich und seltsam erscheinen wird, so ist sie doch in den wichtigsten Punkten durchaus nicht neu. Die fundamentale Tatsache, dafs die ganze Körperwelt nur Vorstellung der Psyche ist, eine Tatsache, aus deren konsequenter Verfolgung man mit unabweislicher Notwendigkeit zu den eben ausgesprochenen Ergebnissen gelangt, falls man nicht irgendwo einen Fehlschlufs begeht oder eine überflüssige Hypothese macht, diese fundamentale Tatsache hat bereits vor mehr als zwei Jahrhunderten Descartes zum Ausgangspunkte seiner Philosophie gemacht; diese selbe fundamentale Tatsache haben später Berkeley und in neuerer Zeit Fichte und Schopenhauer als Grundlage ihrer, wenn auch im übrigen noch so verschiedenen Systeme benutzt, und einen ähnlichen Grundgedanken hat in jüngster Zeit unter den Naturforschern Mach[1]) und unter den Psychologen Ziehen[2]) zum Mittelpunkt seiner erkenntnistheoretischen Anschauungen genommen. Es ist zu hoffen, dafs dieser Grundgedanke in der Naturforschung mehr und mehr an Boden gewinnen wird, denn er allein ist es, der sich streng an die Erfahrung hält, er allein ist es, der keine Hypothese zu machen braucht, er allein ist es, der mit eiserner Notwendigkeit schliefslich zu einer wahrhaft monistischen Weltauffassung führt. Die uralte Vorstellung vom Dualismus des Körpers und der Seele, jene Vorstellung, die bereits in der Seelenwanderungslehre der Ägypter ihre höchste Vollendung erlangt hatte, die sich durch die ganze Geschichte der Philosophie hindurchzieht, jene dualistische Vorstellung wird in monistischem Sinne nur durch die Erkenntnis endgültig beseitigt: Es existiert nur Eins, das ist die Psyche.

3. Psychomonismus.

Wenn wir die Geschichte der Probleme überblicken, die während der langen Entwicklung des menschlichen Geisteslebens auf der Erde den Verstand der Denker beschäftigt haben, so finden wir, dafs manche Probleme, die bereits das graue Altertum bewegten, sich erhalten haben, unverändert und ungelöst bis auf den heutigen Tag, dafs andere Probleme dagegen gelöst sind, dafs aber viele Probleme, die einst jahrhundertelang im Vordergrund des Interesses standen, vollkommen von der Bildfläche verschwunden sind, obwohl sie keine Lösung fanden. Das uralte Problem von der „Quadratur des Zirkels“,

---

[1]) E. Mach: „Beiträge zur Analyse der Empfindungen.“ Jena 1886.
[2]) Th. Ziehen: „Psychophysiologische Erkenntnistheorie.“ Jena 1898.

an dem sich mancher Kopf vergebens zergrübelt hat, das Problem des „Perpetuum Mobile“, das seit alter Zeit eins der Hauptprobleme der Physik gebildet hat, und viele andere sind spurlos verschwunden, und doch hat niemand die „Quadratur des Zirkels“ gefunden, und doch hat niemand ein „Perpetuum Mobile“ konstruiert. Fragen wir, wie kommt es, dafs sich in unserer Zeit kein Mensch mehr um diese Probleme kümmert, so lautet die einfache Antwort: weil wir eingesehen haben, dafs die Fragestellung, die diesen vermeintlichen Problemen zu Grunde lag, falsch war. Wenn wir falsche Fragen stellen, wenn wir beispielsweise verlangen, alle Zahlen der Zahlenreihe durch „2“ ohne Rest zu teilen, so können wir nicht erwarten, eine richtige Antwort zu bekommen, so können wir uns im Schweifse unseres Angesichts abmühen Tag und Nacht, wir werden keine Lösung finden. Solche Probleme waren die genannten. Jahrhunderte haben in ehrlichem Ringen ihren Verstand zermartert, und eine Generation von Denkern nach der anderen hat sich nach redlichem Bemühen und unstillbarer Begier, die Lösung zu ergründen, ins Grab gelegt, um hier für immer die Ruhe zu finden, die sie in ihrem stillen Kämmerlein vergebens suchte.

Ein solches Problem ist das Problem der Erklärung psychischer Vorgänge durch materielle. Noch jetzt beschäftigt es unermüdlich den Geist eines jeden, der unbefriedigt ist, wenn ihm zur Entwicklung seines Weltbildes Schranken gesetzt werden: noch jetzt aber findet jeder, dafs er mit seinem ernstesten Denken der Lösung des Problems nicht näher rückt. Nur ganz allmählich wird sich erst die Überzeugung Bahn brechen, dafs das Problem jenen anderen Problemen gleicht, an deren Lösung der Verstand von Jahrhunderten scheitern mufste, weil die Frage falsch gestellt war.

Dafs in der Tat der Versuch, die psychischen Vorgänge durch materielle zu erklären, ein verkehrter ist, wird nach der vorhergehenden Betrachtung ohne weiteres klar. Wir fanden, dafs das einzig Reale, das wir in der Welt aufzufinden vermögen, die Psyche ist. Die Vorstellung der Körperwelt ist nur ein Produkt der Psyche, und wir können mit Umänderung eines alten Satzes der Sensualisten sagen: nihil est in universo, quod non antea fuerit in intellectu. Aber die Vorstellung der Körperwelt ist nicht die ganze Psyche, denn wir haben viele Inhaltsbestandteile in unserer Psyche, wie die einfachen Empfindungen, z. B. des Schmerzes, der Lust etc., die nicht ohne weiteres als Körpervorstellungen angesehen werden können. Die Aufgabe der Psychologie, d. h. die Erforschung der Psyche, besteht daher in der Analyse alles dessen, was wir in der Psyche besitzen. Indem die Psychologie den Inhalt der Psyche erforscht, die höheren psychischen Erscheinungen, die umfangreicheren Vorstellungskomplexe und Vorstellungsreihen in ihre einfacheren Bestandteile zerlegt, gelangt sie schliefslich zu den primitivsten psychischen Erscheinungen, den psychischen Elementen, und findet in gleichem Mafse die Gesetze, nach denen die Zusammenordnung dieser Elemente zu höheren und immer höheren psychischen Komplexen und Reihen erfolgt. Wie man in der Mathematik die unendliche Fülle der Zahlen herleitet aus dem gesetzmäfsigen Aufbau der Zahleneinheit, so besteht die Aufgabe der Psychologie darin, die unendliche Mannigfaltigkeit der psychischen Erscheinungen zurück-

zuführen auf ihren gesetzmäfsigen Aufbau aus den psychischen Elementen. Der Begriff der Materie oder besser eines Atoms ist aber gar kein psychisches Element, sondern bereits ein umfangreicher Komplex hochentwickelter Vorstellungen. Ein Atom ist nichts anderes als ein Ding mit allen Eigenschaften eines Körpers und enthält viele einzelne Momente wie hart, undurchdringlich etc., ferner die Vorstellungen der Form, der Ausdehnung etc., die selbst alle schon wieder sehr komplizierte psychische Prozesse voraussetzen. Wenn die Naturwissenschaft daher die Erscheinungen der Körperwelt auf die Mechanik von Atomen zurückführt, so ist das ein durchaus richtiges Unternehmen, denn sie tut damit weiter nichts, als dafs sie die Erscheinungen der grofsen Körper durch die Eigenschaften ihrer körperlichen Teile erklärt. Wenn aber der Versuch gemacht wird, alle psychischen Erscheinungen, nicht blofs die Vorstellungen von der Körperwelt, sondern auch andere psychische Erscheinungen, etwa einfache Empfindungen, auf Bewegungen von Atomen zurückzuführen, so ist dieses Beginnen genau so absurd wie der Versuch, die sämtlichen Zahlen der Zahlenreihe auf „2“ zurückzuführen, statt auf die Zahleneinheit, denn der Vorstellungskomplex des Atoms ist eben keine Einheit, ist kein psychisches Element. Hierin liegt der Fehler des Problems, und darum müssen alle Versuche, die psychischen Erscheinungen durch materielle zu erklären, scheitern, wie das die Geschichte des menschlichen Denkens so glänzend gezeigt hat.

Das wirkliche Problem lautet gerade umgekehrt. Es besteht nicht darin, die psychischen Erscheinungen durch materielle zu erklären, sondern vielmehr darin, die materiellen, die ja nur Vorstellungen der Psyche sind, ebenso wie alle anderen psychischen Erscheinungen zurückzuführen auf ihre psychischen Elemente.

Man stöfst in der Naturwissenschaft nicht selten auf die Ansicht, dafs die Erkenntnis der Welt sich in zwei scharf voneinander getrennte Arten scheidet, die gar nichts miteinander zu tun haben, in „Metaphysik“ und Naturforschung. Die „Metaphysik“ wird der Philosophie überlassen, und die Naturforschung beschränkt sich auf die Erforschung der Körperwelt. Dafs aber jeder Erkenntnisprozefs, auch das naturwissenschaftliche Erkennen, dessen Objekt die Körperwelt bildet, selbst nur ein psychischer Vorgang ist, dafs man also in der Naturforschung wohl oder übel auch „Metaphysik“ treibt, wie man es alter, unglücklicher Ausdrucksweise gemäfs zu nennen pflegt, ja, dafs ohne diese sogenannte „Metaphysik“ gar keine Naturforschung bestehen kann, das wird häufig übersehen oder absichtlich vernachlässigt. Und doch läfst sich diese Tatsache durch das bekannte Verfahren des Vogels Strauſs nicht aus der Welt schaffen.

Nach unserer obigen Betrachtung erscheint es als ein Widerspruch, die Natur (*φύσις*) und etwas „hinter“ der Natur (*μετὰ τὴν φύσιν*) zu unterscheiden. Es gibt nur eine Welt, mag man diese als Natur oder Psyche oder Wirklichkeit oder sonstwie bezeichnen, das sind nur Namen. Infolgedessen gibt es auch nur eine Art von Erkenntnis und nicht zwei. Sobald es sich daher um die Frage nach den Prinzipien und Grundlagen der Erkenntnis handelt, fallen alle künstlichen Grenzen fort. Täuschen wir uns also nicht! Das Ziel, das dem Menschengeist in der theoretischen Forschung vorschwebt, ist nicht allein Erkenntnis der leblosen Körperwelt, ist auch nicht allein

Erkenntnis der lebendigen Körper, es ist auch nicht bloſs Erkenntnis dieser oder jener psychischen Erscheinungen, sondern wonach der Menschengeist strebt, wonach er dürstet, ist zuletzt die Erkenntnis der Welt. Eine Arbeitsteilung innerhalb der Forschung dagegen ist nicht nur nicht zu verwerfen, sondern sogar praktisch geboten durch die ungeheure Fülle der Erscheinungen; nur muſs man sich des rein äuſserlichen Zweckes derselben bewuſst bleiben und die Grenzen zwischen den einzelnen Arbeitsgebieten, die man selbst gezogen hat, nicht verwechseln mit natürlichen Grenzen im Objekt. Es ist eine Erscheinung, die sich in den kommenden Jahrhunderten bitter rächen muſs, wenn die Kluft zwischen Philosophie und Naturforschung von beiden Seiten her künstlich noch immer erweitert wird, indem auf der einen Seite die ungebundene Spekulation, auf der anderen die einseitige Spezialforschung immer mehr überhand nimmt, statt daſs eine Annäherung zu wohltätiger, gemeinsamer Arbeit von beiden Seiten stattfände. Die Naturforschung kann nicht auf die Dauer ohne einen philosophischen Arbeitsplan ersprieſsliche Fortschritte machen, und wir sehen ja auch in der Geschichte der Wissenschaft, daſs niemals durch beschränkte Spezialforschung, sondern stets nur von wahrhaft philosophisch, d. h. planmäſsig, methodisch und zielbewuſst arbeitenden Naturforschern groſse Fortschritte gemacht wurden. Ebensowenig aber kann die Philosophie auf rein spekulativem Wege wirklich bedeutende Erfolge erzielen, wenn sie sich nicht eng an die sichergestellten Tatsachen hält und ihre Spekulationen streng unter die kritische Kontrolle der Erfahrung stellt. Ein wahrer Fortschritt kommt, wie die Geschichte der Wissenschaft am besten beweist, immer nur zu stande durch denkende Forschung. Die ganze vorstehende erkenntnistheoretische Überlegung soll uns eine Grundlage für die Forschung geben, wie sie jeder denkende Forscher sich einmal gebildet haben und immer weiter und freier ausbauen muſs, um fruchtbar arbeiten zu können.

Das Wichtigste, was uns diese grundlegende Betrachtung geliefert hat, ist der monistische Standpunkt, von dem aus die Welt als etwas Einheitliches erscheint, von dem aus wir sehen, daſs für die letzte Erkenntnis der Dualismus von Körperwelt und Psyche sich auflöst in einen Psychomonismus. Die Körperwelt ist ein Stück der Psyche, und die Gesetze, welche wir in die Körperwelt verlegen, sind die Denkgesetze der Psyche, es sind die Gesetze, nach denen die psychischen Erscheinungen ablaufen, denn die Körperwelt ist nur eine Vorstellung der Psyche. Alle Wissenschaft ist daher in diesem Sinne Psychologie.

* * *

Machen wir uns in einem Rückblick klar, wie sich nach diesen Erwägungen unsere Welterforschung gestaltet. Wir waren ausgegangen von der Frage, ob sich uns in der Erkenntnis der Welt unübersteigliche Grenzen in den Weg stellen. Verstehen wir unter Erkenntnis das Zurückführen der Erscheinungen auf Bewegungen von Atomen, auf Mechanik der Atome, so ist das in der Tat der Fall, denn einerseits bleibt dabei das Atom, also die Materie, zu erklären, und anderseits ist es nicht möglich, die psychischen Erscheinungen auf Mechanik der Atome zurückzuführen, wie das Du Bois-Reymonds

geistreiche Untersuchung am deutlichsten gezeigt hat. Fassen wir aber den Begriff des Erkennens in einem allgemeineren Sinne, wie er allein zunächst berechtigt ist, indem wir unter Erkennen das Zurückführen der Erscheinungen auf die Elemente der Wirklichkeit verstehen, so finden wir, dafs keine Grenzen existieren, denn das einzig Wirkliche ist die Psyche, alle Erscheinungen sind nur ihr Inhalt; die Erklärung besteht daher nur in dem Zurückführen aller psychischen Erscheinungen auf ihre Elemente. In diesem Sinne ist alle Naturforschung, überhaupt alle Wissenschaft in letzter Instanz Psychologie. Hiermit treten wir aber auf den allein konsequenten Standpunkt des Monismus, der einheitlichen Weltanschauung, die alle Erscheinungen aus einer einzigen Ursache herzuleiten sucht. Von diesem Standpunkt aus erkennen wir auch den Grund, weshalb wir auf Grenzen stofsen müssen, wenn wir Erkenntnis als Zurückführung der Erscheinungen auf Mechanik der Atome definieren. Ein Atom ist noch kein Element der Wirklichkeit, sondern eine komplizierte Vorstellung. Dafs aber eine Grenze für die Erforschung der psychischen Erscheinungen ebenso wenig existieren kann wie für die Erforschung der Erscheinungen der Körperwelt, liegt auf der Hand; denn da die Körper, also auch die Atome oder die Materie, nur Vorstellungen, also psychische Erscheinungen sind, so werden sie ebenso wie diese sich zurückführen lassen auf die gleichen psychischen Elemente.

C. Der Vitalismus.

Wenden wir uns jetzt wieder allein der Betrachtung der Lebenserscheinungen zu. Unsere Überlegung hat uns die Möglichkeit gezeigt, alle Erscheinungen, die körperlichen wie die psychischen, auf eine gemeinsame Ursache zurückzuführen. Die Frage, welche den Anlafs zu unserer allgemeinen Betrachtung gab, die Frage, ob den Lebenserscheinungen dieselben Ursachen zu Grunde liegen wie den Erscheinungen der leblosen Natur, wäre also in bejahendem Sinne beantwortet, wenn wir bis auf die letzten Prinzipien zurückgehen, und wir haben gefunden, dafs sich unserer Forschung keine unübersteiglichen Grenzen entgegenstellen. Beschränken wir uns aber jetzt auf das spezielle Gebiet der Physiologie, auf die Erforschung der körperlichen Lebenserscheinungen, so wissen wir, dafs die Naturwissenschaft gezeigt hat, wie sich die Erscheinungen der leblosen Körper sämtlich herleiten lassen aus der Vorstellung kleinster körperlicher Elemente, der kraftbegabten Atome, und es entsteht die Frage, ob auch die Erscheinungen der lebendigen Körper auf dieselben Faktoren zurückführbar sind.

Der Vitalismus sagt: Nein. In den Organismen herrscht eine besondere Kraft, welche die Lebenserscheinungen hervorbringt: die Lebenskraft. Die Lebenskraft ist nur auf die lebendige Körperwelt beschränkt und ist nicht identisch mit den chemisch-physikalischen Kräften der leblosen Natur.

In diesen Worten ist der wesentliche Inhalt des Vitalismus enthalten. Prüfen wir, welche Berechtigung der Hypothese von der Lebenskraft zukommt, und worauf sie sich stützt. Wir haben bei unserem Überblick über die Entwicklungsgeschichte der physiologischen Forschung die Geschichte der Lebenskraft kennen gelernt; wir haben gesehen, wie diese Lehre entstand im Anschlufs an die Erscheinungen

der Irritabilität, und wir haben gefunden, dafs der Begriff der Lebenskraft nie einheitlich definiert worden ist, dafs er vielmehr immer ein verschwommener war und meistens nur als Bequemlichkeitsprinzip diente. Diese Unklarheit des Begriffes einer mystischen, unbekannten Lebenskraft ist die Hauptschwierigkeit für seine kritische Beleuchtung. Wäre der Begriff faſsbar und scharf definiert, so könnte man ihn leichter angreifen.

Die Behauptung einer Lebenskraft stützt sich allein auf die Tatsache, dafs sich bestimmte Lebenserscheinungen bisher nicht haben auf chemisch-physikalische Gesetze zurückführen lassen. In der Tat haben wir bereits, als wir das Fazit aus der bisherigen physiologischen Forschung zogen, die entmutigende Wahrnehmung gemacht, dafs, was wir von Lebenserscheinungen erklärt haben, immer nur die groben physikalischen und chemischen Leistungen des Körpers waren, dafs, wo wir diese Leistungen weiter auf ihre tieferen Ursachen untersuchten, sich immer ungelöste Rätsel uns entgegenstellten. Ja, Bunge behauptet sogar[1]): „Je eingehender, vielseitiger, gründlicher wir die Lebenserscheinungen zu erforschen streben, desto mehr kommen wir zu der Einsicht, dafs Vorgänge, die wir bereits geglaubt hatten, physikalisch und chemisch erklären zu können, weit verwickelterer Natur sind und vorläufig jeder mechanischen Erklärung spotten.“

Wie wenig auch die Tatsache zu bezweifeln ist, dafs viele, ja ganz besonders gerade die elementaren und allgemeinen Lebenserscheinungen bisher einer genügenden chemisch-physikalischen Analyse entbehren, so ist doch aus dieser Tatsache noch keine logische Berechtigung abzuleiten für die Behauptung, dafs diese Erscheinungen überhaupt nicht nach chemisch-physikalischen Gesetzen zu stande kommen, und dafs eine besondere Lebenskraft existiert, welche sie hervorbringt. Dagegen gibt es wohl Umstände, welche direkt gegen die Existenz einer Lebenskraft sprechen.

Es ist, trotz aller Bemühungen der Vitalisten, bisher noch nicht gelungen, irgend eine besondere Kraft in den Organismen festzustellen, d. h. in der Weise aus ihren Wirkungen zu charakterisieren, wie die Physik und Chemie es für die Kräfte der anorganischen Natur getan hat. Für keine von den Leistungen des Körpers, welche aus der Tätigkeit einer Lebenskraft entspringen sollen, haben die Vitalisten bis jetzt die Behauptung zu widerlegen vermocht, dafs sie in Wirklichkeit nur Ausdruck komplizierter chemisch-physikalischer Verhältnisse sind. Man hat z. B. lange geglaubt, dafs bestimmte Stoffe, welche man ausschliefslich im lebendigen Organismus findet, nur durch die Wirksamkeit der Lebenskraft entständen, dafs sie auf chemisch-physikalischem Wege nicht darstellbar wären. Diese einst so wichtige Stütze für die Annahme einer Lebenskraft hat, wie wir sahen (pag. 23), Wöhler[2]) bereits im Jahre 1828 zum Wanken gebracht, indem er den Harnstoff, einen Körper, der nur im Stoffwechsel des lebendigen Organismus produziert wird, im Laboratorium synthetisch herstellte, und zwar aus cyansaurem Ammon $(NH_4)CNO$, das dem Harnstoff

[1]) Bunge: „Lehrbuch der physiologischen und pathologischen Chemie.“ V. Aufl. Leipzig 1901.

[2]) Wöhler: „Über künstliche Bildung des Harnstoffs.“ In Poggendorffs Annalen der Physik und Chemie, Bd. XII, 1828.

$(NH_2)_2CO$ isomer ist, d. h. die gleiche Anzahl derselben Atome in anderer Anordnung besitzt. Das cyansaure Ammon aber wird aus rein anorganischen Stoffen dargestellt. Dieser Synthese des Harnstoffs folgte seitdem noch eine ganze Reihe anderer von derselben Bedeutung, welche alle zeigten, dafs sich charakteristische Stoffe des Organismus auch künstlich zusammensetzen lassen. Die Annahme einer besonderen Lebenskraft für ihre Erzeugung im Organismus war damit überflüssig geworden. Freilich ist es noch immer nicht gelungen, eine grofse Anzahl von Stoffen des Tier- und Pflanzenkörpers künstlich herzustellen. Es ist wahr, dafs wir gerade die wichtigsten dieser Stoffe, die Eiweifskörper, bisher noch nicht im Laboratorium haben darstellen können, aber die Gründe dafür sind sehr naheliegend. Wir kennen noch nicht einmal die genaue chemische Zusammensetzung der Eiweifskörper; wir wissen zwar jetzt, welche Atome in ihnen enthalten sind, aber wir haben noch keine Vorstellung davon, wie diese Atome aneinander gekoppelt sind. Dafs wir demnach noch gar nicht daran denken dürfen, mit Erfolg die künstliche Darstellung von Eiweifskörpern zu versuchen, liegt auf der Hand, und zwar um so weniger, als wir bisher noch keine genügende Vorstellung von den chemisch-physikalischen Bedingungen haben, unter denen im Organismus diese Stoffe entstehen.

Eine andere Überlegung, die uns die Annahme einer besonderen Lebenskraft gänzlich unhaltbar erscheinen läfst, ist folgende. Die kalorimetrischen Untersuchungen der neueren Zeit haben gezeigt, dafs beim erwachsenen Tier, welches sich in vollkommenem Stoffwechselgleichgewicht befindet, d. h. welches genau so viele Atome aus seinem Körper als Ausscheidungsstoffe entfernt, wie es als Nahrung aufnimmt, auch vollkommenes dynamisches Gleichgewicht besteht, d. h. dafs genau dieselbe Energiemenge, welche als chemische Spannkraft mit der Nahrung in den Körper eintritt, bei der Lebenstätigkeit des Tieres den Körper auch wieder verläfst. Wir müssen daher die sämtlichen energetischen Leistungen des Körpers allein ableiten aus den Energiemengen, die mit der Nahrung in den Körper gelangen. Wollten wir das nicht, so würden wir zu ganz absurden Konsequenzen geführt werden, denn würden die Leistungen des Körpers aus einem besonderen Energiefonds, aus der „Lebenskraft“ bestritten, so müfsten wir einerseits die Annahme machen, dafs die Lebenskraft fortwährend aus nichts im Körper neu gebildet würde, um seine Leistungen dauernd zu unterhalten, und anderseits, dafs die Energiepotentiale der Nahrung als überflüssig im Körper fortwährend verschwänden. Dazu dürfte sich aber heute kein wahrer Naturforscher mehr entschliefsen.

Johannes Müller, der auch Vitalist war, hat, obwohl ihm noch nicht das Gesetz von der Erhaltung der Energie bekannt war, doch diese Schwierigkeit gefühlt und zu vermeiden gesucht, indem er die Lebenskraft nach chemisch-physikalischen Gesetzen wirken liefs. Aber damit ist eben eine spezifische Lebenskraft, die etwas anderes ist als chemisch-physikalische Kräfte, im Grunde schon beseitigt, denn der Begriff Lebenskraft ist dann nur ein Sammelwort für die komplizierten chemisch-physikalischen Verhältnisse, welche die Lebenserscheinungen bedingen. In der Tat fassen manche Naturforscher das Wort nur in diesem Sinne auf, und wäre Johannes Müller bereits mit dem Gesetz

von der Erhaltung der Energie vertraut gewesen, so hätte er das Wort Lebenskraft sicherlich auch noch vermieden.

Seit der Mitte des Jahrhunderts ist der alte Begriff der Lebenskraft vollständig aus der Physiologie verschwunden. Um so seltsamer mufs es daher erscheinen, wenn die Schlagworte des Vitalismus in letzter Zeit wieder von neuem hier und dort vernommen werden. Ein genauerer Einblick in diese Erscheinung zeigt uns indessen, dafs es sich hier um eine sehr unglückliche Verwendung der alten Worte handelt, dafs der Sinn derselben vollständig gewechselt hat, und dafs da, wo man von „Vitalismus“ und „Neovitalismus“ spricht, etwas ganz anderes darunter verstanden wird als in der alten Lehre von der Lebenskraft. Im allgemeinen kann man unter den Erscheinungen des neueren Vitalismus zwei Gruppen unterscheiden, die man kurz bezeichnen kann als „mechanischen“ und „psychischen Vitalismus“, wenn man so sagen darf[1]).

Der „mechanische Vitalismus“ ist die hier und dort vertretene Ansicht, dafs zwar die Lebenserscheinungen im Grunde auch auf der Wirksamkeit physikalischer und chemischer Faktoren beruhen, dafs aber chemische und physikalische Kräfte in den lebendigen Organismen zu einem so eigenartigen, bisher noch unerforschten Komplex verkettet sind, dafs man diesen vorläufig als eine besondere, nur das Geschehen in den lebendigen Organismen charakterisierende Lebenskraft allen Kräften der organischen Natur gegenüber stellen mufs. Mit anderen Worten, man versteht unter Lebenskraft nur das spezielle Getriebe der chemisch-physikalischen Kräfte, das gerade den Lebenserscheinungen zu Grunde liegt. Es ist offenbar, dafs sich gegen das Tatsächliche dieser Auffassung nichts einwenden läfst. Eine andere Frage ist es aber, ob die Bezeichnung „Lebenskraft“ und „Vitalismus“ in diesem Falle gerechtfertigt ist. Mit dem alten Vitalismus, der eine „force hypermécanique“ als Ursache der Lebenserscheinungen annahm, hat diese Vorstellung nichts zu tun. Es heifst daher nur den Vorteil, den uns die mühsam erkämpfte Überzeugung von der Einheitlichkeit der Ursachen in der gesamten Natur bietet, wieder aufgeben, wenn man zu dem übel berufenen Wort, das bei uns ein ganz bestimmtes Vorurteil erweckt, zurückkehrt.

Etwas ganz anderes ist der „psychische Vitalismus“, wie ihn Bunge[2]) und im wesentlichen, wenn auch mehr poetisch als klar, Rindfleisch[3]) vertritt. Es ist nicht eigentlich eine physiologische Lehre, sondern mehr eine philosophische, die der richtigen Erkenntnis von der Unzulänglichkeit des Materialismus entspringt und sich in bedauerlicher Weise des äufserst ungeeigneten Namens „Vitalismus“ und „Neovitalismus“ bedient.

Betrachten wir z. B. den Standpunkt von Bunge etwas genauer. Mit dem Satze: „Wenn aber die Gegner des Vitalismus behaupten, dafs in den lebenden Wesen durchaus keine anderen Faktoren wirksam seien als einzig und allein die Kräfte und Stoffe der unbelebten Natur,

---

[1]) Vergl. Verworn: „Erregung und Lähmung.“ Vortrag, gehalten in der zweiten allgemeinen Sitzung der 68. Versammlung deutscher Naturforscher und Ärzte zu Frankfurt a. M. 1896.

[2]) Bunge: „Lehrbuch der physiologischen und pathologischen Chemie.“ V. Aufl. Leipzig 1901.

[3]) v. Rindfleisch: „Neovitalismus.“ Vortrag, gehalten auf der 67. Versammlung deutscher Naturforscher und Ärzte zu Lübeck 1895.

so mufs ich diese Lehre bestreiten," spricht zwar Bunge unzweideutig das vitalistische Glaubensbekenntnis aus. Indessen geht aus seinen weiteren Ausführungen ebenso deutlich hervor, dafs sein Vitalismus in Wahrheit gar kein Vitalismus ist. In Wirklichkeit zeigt sich nämlich, dafs Bunges Vitalismus im wesentlichen ein „philosophischer Idealismus" ist, ähnlichen Erwägungen entspringend wie unsere erkenntnistheoretische Betrachtung[1]). Dabei begeht Bunge nur die eine Inkonsequenz, dafs er der organischen Natur eine Psyche zuschreibt, der anorganischen dagegen nicht. Die Psyche ist ihm der Faktor, welcher die Erscheinungen der lebendigen Körperwelt gegenüber der leblosen auszeichnet. Da es uns im übrigen mit grofser Befriedigung erfüllen mufs, dafs einer unserer bedeutendsten Physiologen bereits ein ähnliches Bedürfnis gefühlt hat wie dasjenige, das auch uns zu unseren allgemeinen Betrachtungen geführt hat, so wollen wir uns nicht versagen, uns die betreffende Stelle aus der Einleitung von Bunges Buch, die viel tiefer gedacht ist, als vielfach bemerkt wird, zu vergegenwärtigen. Bunge sagt, anknüpfend an das Gesetz Johannes Müllers von den spezifischen Sinnesenergien: „Ich meine das einfache Gesetz, dafs ein und derselbe Reiz, ein und derselbe Vorgang der Aufsenwelt, ein und dasselbe ‚Ding an sich' auf verschiedene Sinnesnerven einwirkend stets verschiedene Empfindungen veranlafst (‚auslöst'), und dafs verschiedene Reize auf denselben Sinnesnerv einwirkend stets dieselbe Empfindung veranlassen, dafs also die Vorgänge in der Aufsenwelt mit unseren Empfindungen und Vorstellungen nichts gemein haben, dafs die Aufsenwelt für uns ein Buch mit sieben Siegeln, dafs das einzige unserer Beobachtung und Erkenntnis unmittelbar Zugängliche die Zustände und Vorgänge des eigenen Bewufstseins sind.

Diese einfache Wahrheit ist das Gröfste und Tiefste, was je der Menschengeist gedacht. Und diese einfache Wahrheit führt uns auch zum vollen Verständnis dessen, was das Wesen des Vitalismus ausmacht. Das Wesen des Vitalismus besteht nicht darin, dafs wir uns mit einem Worte begnügen und auf das Denken verzichten. Das Wesen des Vitalismus — richtiger Idealismus — besteht darin, dafs wir den allein richtigen Weg der Erkenntnis einschlagen, dafs wir ausgehen von dem Bekannten, von der Innenwelt, um das Unbekannte zu erklären, die Aufsenwelt. Den umgekehrten und verkehrten Weg schlägt der Mechanismus ein — der nichts anderes ist als der Materialismus — er geht von dem Unbekannten aus, von der Aufsenwelt, um das Bekannte zu erklären, die Innenwelt."

Wir haben bereits gesehen, dafs, wenn wir die Erscheinungen der Welt in ihrer Gesamtheit erklären wollen, dafs wir dann auf ganz andere Elemente zurückgehen müssen als auf Atome, dafs wir dagegen, wenn wir uns auf die körperlichen Erscheinungen beschränken, keinen Unterschied zwischen den Faktoren finden, die in den leblosen, und denen, die in den lebendigen Körpern wirken. Alles, was Körper ist, sei es lebendig oder leblos — das fordert von vornherein die Logik — mufs auch den allgemeinen Gesetzen der Körper unterworfen sein, die uns Physik und Chemie zeigen. Es ist selbstverständlich, dafs Physik und Chemie auch heute noch keine fertigen Wissenschaften sind, dafs sogar ganz wesentliche Ansichten auf

[1]) Bunge hat daher in der letzten (V.) Auflage seines Lehrbuches den Ausdruck „Vitalismus" durch „Idealismus" ersetzt.

diesen Gebieten in Zukunft noch tiefgehende Änderungen erfahren werden. So viel aber steht fest: niemals kann sich für die Physiologie ein anderes Erklärungsprinzip der körperlichen Lebenserscheinungen ergeben als für die Physik und Chemie bezüglich der leblosen Natur. Die Annahme einer besonderen Lebenskraft ist in jeder Form nicht nur durchaus überflüssig, sondern auch unzulässig.

D. Zellularphysiologie.

Wie kommt es, dafs ganz moderne Bestrebungen in der Naturforschung, nachdem die berüchtigte Idee von der Existenz einer Lebenskraft jahrzehntelang für endgültig beseitigt gehalten worden ist, trotz ihrer grofsen Verschiedenartigkeit gerade dieses verfehmte Wort als Devise von neuem hervorsuchen? Worin liegt der Reiz, den die Worte: „Lebenskraft“, „Vitalismus“ etc. in der Neuzeit noch auf Forscher, wie Hanstein [1]), Kerner [2]), Bunge [3]), Rindfleisch [4]) und andere, auszuüben vermögen? Die Ursache ist nicht schwer aufzudecken. Sie ist dieselbe, die einst zu Hallers Zeiten die Idee von der Lebenskraft geboren hat, nämlich das Unvermögen, gewisse Lebenserscheinungen bisher mechanisch erklären, d. h. auf chemisch-physikalische Prinzipien zurückführen zu können. Freilich hat diese Tatsache während der verflossenen Jahrzehnte auch bestanden, aber man hat sie mehr vernachlässigt, solange die Aufmerksamkeit durch die epochemachenden physiologischen Entdeckungen Ludwigs, Du Bois-Reymonds, Helmholtzs und anderer gefesselt war. Heute, wo die glänzenden Entdeckungen der grofsen Physiologen des XIX. Jahrhunderts bis in ihre Konsequenzen hinein bereits verfolgt sind, wo die Mechanik der gröberen Leistungen des Körpers in ihren wesentlichen Zügen bekannt ist; heute, wo man die in der alten Richtung gewonnenen Ergebnisse zwar noch bis in ihre Einzelheiten zu vertiefen bemüht ist, wo man aber mit den alten Methoden keine wesentlich neuen, hervorragenden Ergebnisse mehr erzielt: heute wird man sich dieser Tatsache mehr bewufst. Dazu kommt noch ein weiterer unterstützender Umstand. Die heutige Naturforschung befindet sich zum grofsen Teile noch immer unter dem Banne jener mächtigen Zauberformel, mit der Du Bois-Reymond den ungehindert vorwärts strebenden Geist gelähmt und abgeschreckt hat, indem er der Forschung mit seinem „Ignorabimus“ eine ewige Entsagung auferlegte, deren Notwendigkeit man um so bereitwilliger anerkannte, als sie von solchem Munde und in so gewaltig packender Form gepredigt wurde. Diese Entsagung in Verbindung mit der Tatsache, dafs man mit den bisher gebräuchlichen Methoden gewissen Rätseln des Lebens gegenüber in der Tat grofse Schwierigkeiten findet, dürfte psychologisch die Neigung zur Koketterie mit dem Vitalismus, sei es, dafs er sein altes Gewand trägt, sei es, dafs er in modernem Kleide erscheint, genügend erklären.

---

[1]) J. v. Hanstein: „Das Protoplasma als Träger der tierischen und pflanzlichen Lebensverrichtungen.“ Heidelberg 1880.

[2]) A. Kerner v. Marilaun: „Pflanzenleben.“ Leipzig 1887.

[3]) Bunge: „Lehrbuch der physiologischen und pathologischen Chemie.“ 1. Aufl. 1887.

[4]) Rindfleisch: „Ärztliche Philosophie.“ Festrede zur Feier des dreihundertundsechsten Stiftungsfestes der Königl. Julius Maximilians-Universität. Würzburg 1888. — Derselbe: „Neovitalismus“. Vortrag, gehalten auf der 67. Versammlung deutscher Naturforscher und Ärzte zu Lübeck 1895.

Indessen dem menschlichen Geiste fällt die Entsagung schwer, und selbst Du Bois-Reymond entschliefst sich nicht leicht dazu. Diese natürliche Abneigung der Psyche gegen ewige Entsagung läfst schon allein vermuten, dafs der Entsagungsstandpunkt kein in der Natur der menschlichen Psyche begründeter, kein berechtigter sein dürfte, und unsere frühere Betrachtung gibt uns darin recht. Wenn aber der Entsagungsstandpunkt gegenüber den Rätseln des Lebens, den übrigens in praxi die meisten Forscher verleugnen, nicht der richtige ist, wenn die körperlichen Erscheinungen des Lebens dennoch auf mechanischen Vorgängen beruhen, dann bleibt nur eins übrig, nämlich, dafs die physiologische Forschung ihre Methoden erweitert.

Wir sind bei einem Wendepunkt in der Physiologie angelangt, wie er deutlicher sich nicht bemerkbar machen kann. Die Erscheinung des Neovitalismus ist ein Anzeichen dafür. Wie vor grofsen Wendepunkten in der Geschichte bei hellsehenden Leuten vorbedeutungsvolle Geister erscheinen, so erscheint in unseren Tagen bei manchen Naturforschern das alte Gespenst der Lebenskraft wieder.

Was diesen Wendepunkt in der Physiologie charakterisiert, ist nicht schwer zu sehen. Wenn wir uns fragen, was haben wir in der Physiologie erreicht, so finden wir, dafs wir die groben chemischen und physikalischen Erscheinungen am Körper zum gröfsten Teil kennen gelernt haben, und zwar dank den genialen Forschungsmethoden und den gewaltigen Entdeckungen der Forscher unserer Zeit vielfach bis zu einer Genauigkeit, wie sie sonst nur die Entdeckungen der Physik und Chemie noch auszeichnet. Wir kennen die Gesetze der Herztätigkeit, der Blutbewegung, des Luftwechsels in den Lungen, der Muskelzuckung, der Nervenleitung; wir kennen die Leistungen der Sinnesorgane; wir wissen, in welcher Weise die Verdauungssäfte auf die Nahrung einwirken; wir kennen die spezielle anatomische Grundlage vieler psychischer Vorgänge. Aber alles das sind nur die Massenwirkungen grofser Teile des Körpers, sind nur die letzten Enderfolge der Lebenstätigkeit. Alles, was wir jetzt noch mit den speziellen Methoden, die von den grofsen Meistern in der Physiologie eben für diese Zwecke geschaffen wurden, weiter erreichen, ist im wesentlichen nur eine Vertiefung unserer bisherigen Kenntnisse bis in feinere Einzelheiten und eine Anwendung auf analoge Verhältnisse. Das beweist jeder Blick in die physiologische Literatur, das lehrt jedes neu erscheinende Heft der Archive. Daher gibt es augenblicklich auch keine dominierende Richtung in der Physiologie, wie es noch vor kurzer Zeit die physikalische Richtung war. Eine neue gröfsere Entdeckung wird auf dem bisherigen Wege trotz eines häufig bewundernswerten Aufwandes an Scharfsinn und Kenntnissen nur selten noch gemacht, und doch sind die eigentlichen Rätsel des Lebens noch nicht gelöst. Wir wollen nicht so weit gehen wie Bunge und behaupten, dafs alle Erscheinungen, die bisher mechanisch erklärt wurden, überhaupt keine Lebenserscheinungen sind; aber es kann dennoch kein Zweifel darüber bestehen, dafs wir gerade die allgemeinen, die elementaren Lebenserscheinungen bisher nicht erklären konnten. Diese Machtlosigkeit der heutigen Physiologie gegenüber den einfachsten Lebensvorgängen weist offenbar darauf hin, dafs die Methoden, welche die Mechanik der groben und speziellen physiologischen Leistungen erklärt haben, so genial sie für diesen Zweck er-

dacht waren, uns für andere Zwecke, für die Erforschung der Lebenserscheinungen in ihren letzten und allgemeinen Ursachen vielfach im Stiche lassen.

Um die letzten allgemeinen Rätsel zu lösen, müssen wir einen ganz anderen Weg einschlagen. Aber es gibt einen Weg, und auf diesen Weg sind wir bereits deutlich genug gewiesen, als wir nach unserem Überblick über die Entwicklungsgeschichte der physiologischen Forschung die Ergebnisse kurz zusammenfafsten. Worauf uns die Betrachtung jeder einzelnen Funktion des Körpers immer wieder hindrängt, das ist die Zelle. In der Muskelzelle liegt das Rätsel der Herzbewegung, der Muskelkontraktion; in der Drüsenzelle liegen die Ursachen der Sekretion; in der Epithelzelle, in der weifsen Blutzelle liegt das Problem der Nahrungsaufnahme, der Resorption, und in der Ganglienzelle schlummern die Geheimnisse der Regulierung aller Körperleistungen. Längst hat uns die Zellenlehre gezeigt, dafs die Zelle der Elementarbaustein des lebendigen Körpers, der „Elementarorganismus" ist, in dem die Lebensvorgänge ihren Sitz haben; längst haben Anatomie und Entwicklungsgeschichte, Zoologie und Botanik die Bedeutung dieser Tatsache erkannt, und längst hat das mächtige Aufblühen dieser Wissenschaften die Fruchtbarkeit der zellularen Forschungsweise glänzend bewiesen. Nur in der Physiologie hat man erst in der jüngsten Zeit angefangen, die einfache und mit so logischer Schärfe auftretende Konsequenz zu beachten, dafs, wenn die Physiologie die Erforschung der Lebenserscheinungen als ihre Aufgabe betrachtet, dafs sie dann die Lebenserscheinungen an dem Orte untersuchen mufs, wo sie ihren Sitz haben, wo der Herd der Lebensvorgänge ist, d. i. in der Zelle. Will daher die Physiologie sich nicht blofs damit begnügen, die bisher gewonnenen Kenntnisse von den groben Leistungen des menschlichen Körpers noch weiter zu vertiefen, sondern liegt ihr daran, die elementaren und allgemeinen Lebenserscheinungen zu erklären, so wird sie das nur erreichen als **Zellularphysiologie.**

Es könnte paradox erscheinen, dafs erst fünfunddreifsig Jahre, nachdem Rudolf Virchow in seiner „Zellularpathologie" [1]) das zellulare Prinzip als die Grundlage der gesamten organischen Forschung erklärt hat, eine Grundlage, auf der sich jetzt in der Tat alle unsere medizinischen Vorstellungen aufbauen, dafs jetzt erst die Physiologie beginnt, neben einer Organphysiologie auch eine Zellphysiologie zu entwickeln. Indessen wir dürfen darin nur den natürlichen Entwicklungsgang erblicken, der zuerst die groben Leistungen der Organe ins Auge fafst und erst allmählich tiefer und tiefer dringt, bis er beim einfachsten Element, bei der Zelle angelangt ist. Die Anatomie ist von jeher die Vorläuferin der Physiologie gewesen und mufs es sein, um ihr den Weg zu ebnen. Wie die

[1]) Rudolf Virchow: „Die Zellularpathologie in ihrer Begründung auf physiologische und pathologische Gewebelehre." I. Aufl. Berlin 1858.

Anatomie ausgegangen ist von den grofsen Organen des Körpers, um erst in unserem Jahrhundert bis zu den kleinsten Elementen desselben, den Zellen, zu gelangen, mit deren feinster morphologischer Erforschung der glänzende Fortschritt der modernen Anatomie sich vollzog, so mufste auch die Physiologie beginnen mit der Erforschung der grofsen, augenfälligen Organfunktionen und konnte erst in unserer Zeit herantreten an die Lebenserscheinungen der Zelle. Wir würden uns einer groben Undankbarkeit schuldig machen, wollten wir die eminente Bedeutung der bisherigen physiologischen Forschung unterschätzen, auf deren Schultern wir stehen, auf deren Ergebnissen wir mehr oder weniger bewufst weiterbauen. Ihre Ziele und Ideen werden uns auch weiterhin leiten, und ihre Methoden werden uns auch fernerhin nicht entbehrlich sein. Ferner dürfen wir bei der Beurteilung des Entwicklungsganges der physiologischen Forschung ein Moment nicht vergessen, das die Entwicklung einer jeden Wissenschaft beherrscht, das ist das psychologische Moment der Mode. Jede Wissenschaft hängt in ihrer Entwicklung ab von dem gewaltigen Einfluss grofser Entdeckungen. Wo wir uns auch umblicken in der Geschichte der Forschung, überall finden wir, dafs imponierende Entdeckungen, wie sie in der Physiologie die Arbeiten Ludwigs, Claude Bernards, Du Bois-Reymonds, Liebigs, Pasteurs, Kochs, Ehrlichs und anderer vorstellen, das Interesse von anderen Gebieten ablenken und eine grofse Anzahl von Forschern veranlassen, in derselben Richtung, mit denselben Methoden weiter zu arbeiten, besonders wenn sich die Methoden als so ungemein fruchtbar erweisen wie in den angeführten Fällen. So werden bestimmte Arbeitsgebiete im Anschluss an epochemachende Arbeiten geradezu Mode, während für andere das Interesse fehlt. Doch tritt im Laufe der Zeit immer ein Ausgleich ein; denn jedes Gebiet ist endlich und erschöpft sich mit der Zeit. An einem solchen Zeitpunkt sind wir augenscheinlich in der Physiologie angelangt: die Organphysiologie hat den Höhepunkt ihrer Entwicklung überschritten. Auch die Zellularphysiologie wird sich im Laufe der Zeit erschöpfen, und andere Ziele und Wege werden sich in der unaufhaltsamen Entwicklung ablösen, Ziele und Wege, wie sie gerade der jedesmalige Stand des Problems erfordert.

Vorläufig hat die Zellularphysiologie noch ein unabsehbares Arbeitsfeld vor sich. Es gibt freilich Forscher, die, obwohl sie von der dringenden Notwendigkeit einer Zellularphysiologie überzeugt sind, obwohl sie einsehen, dafs die Zelle als der Herd der Lebensvorgänge auch das Objekt der Forschung bilden müfste, dennoch zweifeln, ob wir den Lebensrätseln in der Zelle überhaupt beizukommen vermögen. Es kann daher billigerweise auch verlangt werden, dafs ein Weg, dafs Methoden gezeigt werden, mit denen sich eine Zellularphysiologie begründen läfst. Der Zweifel an der Ausführbarkeit dieses Unternehmens entspringt zum gröfsten Teil einer Erscheinung, die, und hier mufs man in der Tat sagen „leider“, die Physiologie nach Johannes Müllers Tode charakterisiert, einer Erscheinung, auf die bereits aufmerksam gemacht wurde, nämlich der starken Vernachlässigung der vergleichenden Methode in der Physiologie. Noch immer hat die Physiologie diese wichtige Erbschaft Johannes Müllers, unseres gröfsten Meisters, und seiner Zeit nicht in vollem Umfange angetreten. Wie wenige Versuchsobjekte besitzt

die heutige Physiologie! Es sind im wesentlichen der Hund, das Kaninchen, das Meerschweinchen, der Frosch und einige andere höhere Tiere. Wie wenig sind die vielen, herrlichen Versuchsobjekte bekannt, welche die ungeheure Formenfülle der niederen Tiere dem offenen Auge bietet! Und gerade unter diesen Objekten finden sich solche, die in hervorragendem Mafse geeignet sind für die zellularphysiologische Lösung der elementaren physiologischen Fragen.

Es ist allerdings richtig, wenn man die Rätsel der Verdauung, der Resorption, der Bewegung etc. allein am Menschen oder an höheren Tieren und zwar lediglich mit der mikroskopischen Methode zu behandeln versucht, wird man bei der Untersuchung der lebenden Drüsenzelle, der Darmepithelzelle, der Muskelzelle etc. leicht auf mehr oder weniger grofse technische Schwierigkeiten stofsen. Dennoch haben z. B. die bewunderungswürdigen Untersuchungen von Heidenhain über die Sekretion, Lymphbildung, Resorption etc. gezeigt, welche Ergebnisse auch hier die zellularphysiologische Forschung zu erringen vermag. Solche planmäfsigen histologischen Experimente, welche die lebendige Zelle in ihrem intakten Konnex mit dem Körper unter bestimmte Bedingungen stellen und das Endergebnis dann am plötzlich getöteten Tiere untersuchen, um daraus Schlüsse auf die Vorgänge während des Lebens unter den betreffenden Bedingungen zu ziehen, werden ohne Zweifel noch viele bedeutungsvolle Früchte zeitigen. Allein die mikroskopische Methode ist nicht die einzige Methode der zellularphysiologischen Forschung. Verhältnismäfsig viel günstiger z. B. liegen bei den Gewebezellen die Bedingungen für die chemischen Untersuchungsmethoden, mit denen die Zellularphysiologie, wenigstens in manchen Fällen in der Lage ist, Stoffwechseluntersuchungen an grofsen lebendigen Zellkomplexen, z. B. den Muskeln, zu machen und daraus Schlüsse auf das Leben der einzelnen Zellen zu gewinnen. In der Tat verdanken wir auch gerade der Gewebechemie ganz wesentliche Aufschlüsse über die Verhältnisse des Stoffwechsels in der Zelle. Selbst die Vorgänge in den Zellen des Nervensystems sind in neuester Zeit mittels der Methode der Durchspülung mit geeigneten Flüssigkeiten vom Arteriensystem her von Verworn, Winterstein, H. von Baeyer u. a. experimentell studiert worden. Freilich liegt es in der Natur der Sache, dafs im tierischen Körper nur wenig Gelegenheit geboten ist, reine Gewebe, d. h. Komplexe von gleichartigen Zellen als Untersuchungsobjekte zu benutzen, und dafs die Deutung der Ergebnisse mit der morphologischen Komplikation des Objekts an Unsicherheit zunimmt. Auch sind die Untersuchungen an Gewebezellen dadurch beschränkt, dafs die Gewebe wenigstens der Warmblüter manchen Methoden während des intakten Lebens grofse Hindernisse in den Weg stellen. In dieser Hinsicht bieten bedeutend geringere Schwierigkeiten die freilebenden Zellen des vielzelligen Organismus, z. B. die weifsen Blutkörperchen, und so kommt es denn auch, dafs wir gerade über die Lebenserscheinungen der Leukozyten, besonders durch die Arbeiten von Metschnikoff, Leber, Massart, Buchner und vielen anderen in neuester Zeit die eingehendsten Erfahrungen gewonnen haben.

Stellt man sich aber auf den vergleichend-physiologischen Standpunkt, den Johannes Müller stets mit Energie vertrat, so eröffnet sich ein unabsehbar weites Arbeitsgebiet für zellularphysiologische Untersuchungen. Die vergleichende Betrachtung zeigt zunächst eine Tatsache von fundamentaler Wichtigkeit, dafs nämlich

die elementaren Lebenserscheinungen jeder Zelle zukommen, sei sie eine Zelle aus irgend einem Gewebe der höheren Tiere, sei sie aus dem Gewebe der niederen Tiere, sei sie aus dem Gewebe der Pflanzen, oder sei sie schliefslich eine freilebende Zelle, ein selbständiger einzelliger Organismus. Jede dieser Zellen zeigt die allgemeinen Lebenserscheinungen in ihrer individuellen Form. Mit dieser Erfahrung ausgerüstet, hat es die Forschung nur nötig, für jeden speziellen Versuchszweck aus der Fülle der Formen die geeignetsten Objekte auszuwählen, und diese drängen sich bei einiger Kenntnis der Tier- und Pflanzenwelt dem Experimentator förmlich auf. So ist es nicht mehr nötig, sich ängstlich allein an die Gewebezellen der höheren Wirbeltiere anzuklammern, die man z. B. zu mikroskopischen Experimenten lebendig und unter normalen Lebensbedingungen nur in seltenen Ausnahmefällen benutzen kann, die, sobald man sie aus dem Gewebe isoliert, nicht mehr unter normalen Lebensbedingungen sind und schnell absterben oder Reaktionen geben, die zu falschen Schlüssen und Irrtümern führen können. Viel günstiger sind in dieser Beziehung schon die Gewebezellen mancher wirbelloser, kaltblütiger Tiere oder der Pflanzen, die man eher unter annähernd normalen Bedingungen untersuchen kann; doch auch sie halten längere Versuchsreihen häufig nicht aus. Aber hier erscheinen uns als aufserordentlich günstige Objekte für zellularphysiologische Zwecke die freilebenden, einzelligen Organismen, die Protisten. Sie sind förmlich von der Natur für den Physiologen geschaffen, denn sie haben aufser ihrer grofsen Resistenzfähigkeit noch den unschätzbaren Vorteil, dafs sie Organismen sind, welche den ersten und einfachsten Lebensformen, die einst die Erde bewohnten, von allen jetzt lebenden Organismen noch am nächsten stehen und daher manche Lebenserscheinungen, die bei den Zellen des Zellenstaates sich durch einseitige Anpassung zu grofser Komplikation entwickelt haben, noch in einfacherer und ursprünglicherer Form erkennen lassen.

Man hat freilich die Behauptung aufgestellt, dafs gerade umgekehrt diejenigen Zellformen, welche an eine ganz spezielle Funktion im Zellenstaate der höheren Tiere angepafst sind, auch bei weitem günstigere Objekte für die Erforschung der betreffenden Lebenserscheinung lieferten als die einzelligen Organismen, an denen wir die analogen Erscheinungen sehen. So hat man z. B. mit Vorliebe gesagt: für die Erforschung der Kontraktionsbewegungen sei die quergestreifte Muskelzelle entschieden geeigneter als die Amöbenzelle, in der die Erscheinungen des Lebens noch ungetrennt sämtlich an demselben Substrat vereinigt wären. Allein so einleuchtend diese Behauptung auf den ersten Blick erscheinen mag, so wenig zutreffend erweist sie sich doch bei genauerer Betrachtung. Es ist zunächst ein grofser Irrtum, wenn man stillschweigend annimmt, dafs nur bei den einzelligen Organismen die verschiedenen Erscheinungen des Lebens in einer Zelle ungetrennt vereinigt wären. Genau dasselbe gilt von jeder Gewebszelle, mag sie noch so sehr an einen bestimmten Zweck angepafst sein, mag sie noch so sehr eine einzelne Lebenserscheinung für die äufserliche Beobachtung in den Vordergrund treten lassen. Jede Zelle, welcher Art sie auch sei, versieht alle elementaren Funktionen des Lebens. Ohne sich zu ernähren, ohne zu atmen, ohne Stoffe auszuscheiden etc. kann die Muskelzelle eben-

sowenig ihre Bewegungen ausführen wie die Amöbe. Es gibt überhaupt keine Zelle, die nur das Eine täte, denn es liegt in der Natur des Lebensprozesses, dafs er nach verschiedenen Seiten hin in die Erscheinung tritt. Daher ist es direkt falsch, das Zustandekommen des Kontraktionsaktes in der Muskelzelle für etwas Einfacheres zu halten als die Entstehung der Kontraktionsbewegung in der Amöbenzelle. Ferner aber lehrt schon jede oberflächliche mikroskopische Betrachtung, dafs die Kontraktionsbewegung in der quergestreiften Muskelzelle an ein schon morphologisch viel komplizierteres Substrat gebunden ist als in der Amöbe. Die Differenzierung verschiedenartiger Elemente in der Muskelzelle, über deren Bedeutung wir zum Teil noch gar keine Vorstellung haben, ist geradezu eine staunenswerte gegenüber der nackten Amöbe mit ihrem einfachen Zellleib. Im übrigen hat auch die Geschichte der Forschung zur Genüge gezeigt, dafs wir trotz der erdrückenden Fülle von Arbeit, die auf die Erforschung der Kontraktionsbewegungen des Muskels seit Jahrhunderten verwendet worden ist, doch bisher in der Lösung des Problems kaum über Vermutungen allgemeinster Art hinausgekommen sind. Es ist also nicht blofs gerechtfertigt, sondern sogar geboten, bei der Erforschung des Kontraktionsproblems die einfacheren Formen der kontraktilen Substanzen als wichtiges Forschungsobjekt heranzuziehen, und die analoge Forderung gilt für die Untersuchung aller anderen Probleme. Freilich wird man für die Erforschung einer elementaren Lebenserscheinung auch unter den einzelligen Organismen stets solche Objekte wählen müssen, bei denen sie besonders deutlich hervortritt. Man wird für die Untersuchung der Sekretion Zellformen wählen, bei denen der Sekretionsakt der Untersuchung leicht zugänglich ist, ebenso wie man für das Studium der Kontraktionserscheinungen auch nur Objekte nehmen wird, an denen Kontraktionsbewegungen direkt sichtbar sind. Ferner wird es notwendig sein, die Lebenserscheinungen an verschiedenartigen Zellformen vergleichend zu behandeln, denn nur eine **vergleichende Zellularphysiologie** ist im stande, das Spezielle und Unwesentliche vom Allgemeinen und Wesentlichen zu sondern. Daher wäre es verkehrt, die Untersuchung der Gewebezellen über den einzelligen Organismen zu vernachlässigen. Es werden sich nicht selten Gelegenheiten bieten, wo die Gewebezellen oder ganze Gewebemassen von Pflanzen oder Tieren aus dieser oder jener Rücksicht den Vorzug verdienen, ja, wo es sogar selbstverständlich ist, Gewebezellen als Objekte zu verwerten, wie z. B. bei vielen speziellen Problemen der Physiologie, die überhaupt nur an eine bestimmte Zellform resp. Gewebeform geknüpft sind. Eine Einseitigkeit, ein Schematisieren, eine Aufstellung allgemeiner Regeln wäre hier wenig am Platze. Die Wahl des Objekts wird in jedem einzelnen Falle ganz allein vom gegebenen Problem bestimmt werden. Nur der eine Punkt ist bei allen diesen Untersuchungen stets im Auge zu behalten: die Erforschung der Zelle.

Die Morphologie, die Vorläuferin aller Physiologie, hat auch hier der physiologischen Untersuchung den Weg bereits geebnet. Wir kennen heute den Bau der Zellen, seien sie freilebend, seien sie zu Geweben verbunden, bis in äufserst feine Einzelheiten hinein, und manchen wichtigen Aufschlufs, manche wertvolle Anregung betreffs

der Lebenserscheinungen besonders der Gewebezellen, wie der Zellen des Zentralnervensystems, der Drüsen, der Muskeln etc. haben wir gerade der histologischen Forschung zu verdanken.

Um die Anwendung experimentell-physiologischer Methoden an der Zelle brauchen wir nicht verlegen zu sein, denn hier finden sich für jeden Zweck unter der erdrückenden Mannigfaltigkeit der Formen immer gleich mehrere geeignete Versuchsobjekte, auf die sich die verschiedensten speziellen Methoden vorzüglich anwenden lassen.

Wir können, um mit der einfachsten Methode zu beginnen, bei der freilebenden und unter Umständen auch bei der Gewebezelle die Methode der einfachen mikroskopischen Beobachtung der Lebenserscheinungen in der bequemsten Weise anwenden. Die bloſse Beobachtung hat denn auch dazu geführt, daſs wir die sichtbaren Lebenserscheinungen der Zelle ziemlich genau kennen gelernt und zum Teil sehr eingehend untersucht haben. Unter den ersten Errungenschaften dieser einfachen Methode seien nur die äuſserst wertvollen Erfahrungen über die feineren und feinsten Verhältnisse bei der Befruchtung, Teilung und Fortpflanzung erwähnt, welche Flemming, Bütschli, van Beneden, die Brüder Hertwig, Strasburger, Boveri, Heidenhain, Rhumbler und viele andere teils an lebendigen Zellen, teils an Zellen, die in bestimmten Lebenszuständen fixiert waren, in unserer Zeit gemacht haben.

Wir können aber auch unter dem Mikroskop vivisektorische Operationen an der Zelle ausführen in ganz derselben Ausdehnung und mit gröſserer methodischer Genauigkeit, als wir es makroskopisch an höheren Tieren tun. Mehrere Forscher, wie Gruber, Balbiani, Verworn, Hofer u. a., haben bereits diesen operativen Weg mit groſsem Erfolge betreten, und eine lange Reihe von Arbeiten hat zur Genüge bewiesen, welche Fruchtbarkeit für die Behandlung allgemein physiologischer Probleme gerade diese zellular-vivisektorische Operationsmethode zu entfalten vermag. Mit dieser vivisektorischen Methode führten auch Roux, Chabry, die Brüder Hertwig, Driesch u. a. ihre ausgezeichneten experimentellen Untersuchungen über die Entwicklung der Tiere aus.

Wir können ferner die umfassendsten Versuche über die Wirkungen der verschiedenen Reizqualitäten auf die Lebenserscheinungen der Zelle oder verschiedener Zellformen anstellen, und gerade auf diesem Gebiet ist bereits ein umfangreiches, fortdauernd sich mehrendes Tatsachenmaterial gesammelt worden. Eine groſse Anzahl von Untersuchungen an einzelligen Organismen hat gezeigt, daſs gerade die Reizwirkungen, welche nach Anwendung von chemischen, mechanischen, thermischen, photischen, galvanischen Reizen an der Zelle auftreten, für die Erkenntnis der Lebenserscheinungen die allergröſste Tragweite haben. Es ist durch diese Versuche in den letzten Jahren möglich geworden, mehr und mehr Klarheit über die allgemeinen Gesetze der Erregung und Lähmung der Lebensprozesse und ihre Folgen zu verbreiten.

Wir können schlieſslich den Lebenserscheinungen an der Zelle chemisch nahetreten, und zwar mit makrochemischen sowohl wie mit mikrochemischen Methoden. Groſse Massen von einzelnen Organismen, wie Hefezellen, Leukozyten, Spermatozoen, und nicht minder ganze Verbände von Zellen, wie die Gewebe, haben bereits für die makrochemische Untersuchung ausgezeichnete Objekte geliefert. Wir

verdanken diesen Untersuchungen unsere wichtigsten Kenntnisse über die chemische Zusammensetzung und den Stoffwechsel der Zelle. Aber auch für die mikrochemische Untersuchung finden wir eine Fülle von günstigen Versuchsobjekten, wenn auch in dieser Beziehung bisher nur der allererste Anfang der Forschung gemacht worden ist, da die mikroskopischen Methoden der Chemie noch wenig entwickelt sind. Immerhin haben bereits die Arbeiten von Miescher, Kossel, Lilienfeld, Loew und Bokorny, Zacharias, Schwarz, Löwitt, Mann und anderen bewiesen, dafs die mikrochemische Untersuchung der Zelle eine sehr aussichtsreiche Zukunft vor sich hat.

Indessen es ist überflüssig, einzelne Methoden aufzuzählen, die sich auf zellularphysiologischem Boden anwenden lassen. Es sind eben alle Methoden brauchbar, die gerade der augenblickliche spezielle Versuchszweck erfordert. Wir müssen in der Physiologie immer wieder und wieder zu den Gesichtspunkten zurückkehren, die einst die Forschung unseres grofsen Meisters Johannes Müller so fruchtbar gestaltet haben. Johannes Müller vertrat sein ganzes Leben hindurch praktisch und theoretisch die Ansicht, dafs es nicht Eine physiologische Methode gäbe, sondern dafs jede Methode recht sei, die zum Ziele führe. Er wählte stets die Methode nach dem jedesmaligen Problem, nie das Problem nach der Methode, wie es heute vielfach geschieht. Nicht die Methode ist einheitlich in der Physiologie, sondern das Problem. Zur Lösung dieses Problems mufs der Physiologe chemische und physikalische, anatomische und entwicklungsgeschichtliche, zoologische und botanische, mathematische und philosophische Untersuchungsmethoden in gleicher Weise anwenden, je nachdem es der spezielle Zweck erfordert. Aber alle sollen sie zu einem Ziele führen, zur

Erforschung des Lebens.

Zweites Kapitel.

Von der lebendigen Substanz.

I. Die Zusammensetzung der lebendigen Substanz.
  A. Die Individualisation der lebendigen Substanz.
    1. Die Zelle als Elementarorganismus.
    2. Allgemeine und spezielle Zellbestandteile.
    3. Mehrkernige Zellen und Syncytien.
  B. Die morphologische Beschaffenheit der lebendigen Substanz.
    1. Form und Gröfse der Zelle.
    2. Das Protoplasma.
      a. Die geformten Bestandteile des Protoplasmas.
      b. Die Grundsubstanz des Protoplasmas.
    3. Der Zellkern oder Nuclëus.
      a. Die Gestalt des Zellkerns.
      b. Die Substanz des Zellkerns.
      c. Die Struktur des Zellkerns.
  C. Die physikalischen Eigenschaften der lebendigen Substanz.
    1. Die Konsistenz der lebendigen Substanz.
    2. Das spezifische Gewicht der lebendigen Substanz.
    3. Die optischen Eigenschaften der lebendigen Substanz.
  D. Die chemischen Eigenschaften der lebendigen Substanz.
    1. Die organischen Elemente.
    2. Die chemischen Verbindungen der Zelle.
      a. Die Eiweifskörper.
      b. Die Kohlehydrate.
      c. Die Fette.
      d. Die anorganischen Bestandteile der lebendigen Substanz.
      e. Die Verteilung der Stoffe auf Protoplasma und Kern.

II. Lebendige und leblose Substanz.
  A. Organismen und anorganische Körper.
    1. Morphologische Unterschiede.
    2. Genetische Unterschiede.
    3. Physikalische Unterschiede.
    4. Chemische Unterschiede.
  B. Lebendige und leblose Organismen.
    1. Leben und Scheintod.
    2. Leben und Tod.

Galen, der Vater der Physiologie, hatte bereits klar und deutlich die Notwendigkeit erkannt, dafs für die Erklärung der Lebenserscheinungen irgend eines Organs die genaue Kenntnis seiner anatomischen Verhältnisse unbedingte Voraussetzung sei, und diese wichtige Forderung hat die moderne Physiologie bis auf den heutigen Tag zu ihrem gröfsten Vorteil aufrecht erhalten. Jede physiologische Untersuchung mufs als erste unentbehrliche Vorbedingung die stoffliche Kenntnis des Substrats betrachten, dessen Lebenserscheinungen sie ins Auge fafst. Das gilt für die allgemeine Physiologie nicht minder wie für die spezielle. Es wird demnach die Betrachtung der lebendigen Substanz, d. h. ihrer Zusammensetzung und ihrer Unterschiede gegenüber der leblosen Substanz den Ausgangspunkt der allgemeinen Physiologie bilden müssen.

I. Die Zusammensetzung der lebendigen Substanz.

Der Versuch, das geheimnisvolle Dunkel zu lüften, das die Mysterien der lebendigen Substanz umhüllt, der Substanz, die von selbst sich ernährt und atmet, sich bewegt und wächst, sich fortpflanzt und entwickelt, hat von alters her einen eigenen Reiz auf die Gemüter grübelnder Denker ausgeübt. In naiver Weise glaubte das Altertum aus der Vermischung gewisser Stoffe die Substanz der lebendigen Körper erklären zu können. So stellte sich Hippokrates vor, der normale menschliche Körper bestehe aus Blut, Schleim und Galle, die in bestimmten Verhältnissen miteinander gemischt seien. Im Mittelalter, das die Rätsel der Natur sämtlich mit Hilfe der vielmächtigen Alchymie zu lösen suchte, glaubte man dem Geheimnis der lebendigen Substanz schon auf der Spur zu sein. Wie tief man in diesem Wahn befangen war, zeigen die vielen Versuche des Mittelalters, lebendige Substanz künstlich in der schwarzen Küche darzustellen. Die gespannte Erwartung, mit der im phantastischen Halbdunkel seines Laboratoriums, umgeben von seltsamen Adepten und abenteuerlichen Apparaten, der mittelalterliche Alchymist den Homunkulus jeden Augenblick fertig der Retorte oder dem Schmelztiegel entsteigen zu sehen hoffte, stellt einen Zug vor, der nicht wenig charakteristisch ist für die Entwicklungsstufe, auf der die Wissenschaft in jenen Jahrhunderten stand. Aber wie stolz wir auch auf unsere moderne Wissenschaft zu sein pflegen, wir haben nicht das Recht, mit Spott auf diese Versuche des Mittelalters herabzublicken, wenn wir daran denken, dafs seit jener Zeit bis in unser Jahrhundert, ja bis in die neueste Zeit hinein, die Versuche fortgedauert haben, zwar nicht den Menschen selbst, den Homunkulus, wohl aber die einfachsten Formen lebendiger Substanz künstlich herzustellen. Und doch gleichen alle diese Versuche nur dem Unternehmen eines Mannes, der ein kompliziertes Uhrwerk zusammenzusetzen versucht, ohne die dazu notwendigen Teile zu kennen. In der Tat, wie einfach auch das Problem der künstlichen Darstellung lebendiger Substanz dem Mittelalter noch erschien, der Fortschritt nüchternen Denkens und kritischer Forschung hat immer mehr und mehr gezeigt, wie weit wir vorläufig sogar noch von der Kenntnis ihrer feineren Zusammensetzung entfernt sind. Wie sollte es aber möglich sein, eine Substanz chemisch darzustellen, deren chemische Zusammensetzung gar nicht bekannt ist! Das Augenmerk

der modernen Forschung hat sich daher mehr und mehr darauf gerichtet, die Zusammensetzung der lebendigen Substanz zu erforschen, und die Erfolge sind nicht ausgeblieben. Die moderne Forschung hat tiefe Blicke getan in die Formbildung, in die physikalischen Verhältnisse, in die feinere Struktur und in die chemische Konstitution der lebendigen Substanz, und unermüdliche Geister sind beschäftigt, den Schleier, der diese Rätsel umhüllt, noch weiter zu lüften.

A. Die Individualisation der lebendigen Substanz.

1. Die Zelle als Elementarorganismus.

Werfen wir einen Blick auf die organische Welt, welche die Erdoberfläche bewohnt, so finden wir, dafs die lebendige Substanz nicht eine einzige zusammenhängende Masse bildet, sondern dafs sie in einzelne organische Individuen geschieden ist. Der Begriff des organischen Individuums ist nicht ganz leicht zu definieren, und viele Forscher, in neuerer Zeit besonders Haeckel [1]), haben sich schon bemüht, ihm eine allgemein gültige Form zu geben. Er entstand in alter Zeit durch Abstraktion vom Menschen und den höheren Tieren, die als einheitliche, voneinander unabhängige, lebendige Wesen erschienen. Aber wie bei allen jenen alten Begriffen, deren Bildung einem beschränkten Kreise von Erfahrungen entsprungen ist, und deren Inhalt sich später mehr und mehr erweiterte, so ist auch bei dem Begriff des Individuums die ursprüngliche Form zu eng geworden und bedarf einer Erweiterung, die den Begriff auf einen gröfseren Kreis von Erscheinungen anwendbar macht.

Die ursprüngliche Vorstellung, die das Wesen des Individualbegriffs ausmachte, war die Vorstellung der Unteilbarkeit. Danach wäre ein Individuum ein einheitliches Ganzes, das sich nicht weiter teilen läfst, ohne seine charakteristischen Eigenschaften zu verlieren. Solange man nur den Menschen, die Wirbeltiere und allenfalls noch die Insekten dabei im Auge hatte, stiefs in der Tat diese Definition auf keine Schwierigkeiten, denn ein Wirbeltier oder Insekt läfst sich nicht durch Teilung in mehrere selbständige Individuen zerlegen. Indessen wenn man etwas tiefer in der Tierreihe hinabsteigt, oder wenn man den Begriff auch auf das Pflanzenreich anwenden will, machen sich bald Schwierigkeiten bemerkbar.

Es gibt im Süfswasser unserer Teiche und Seen einen eigentümlichen Vertreter der grofsen Familie der Nesseltiere, den Süfswasserpolypen Hydra. Dieses kleine, ungefähr zentimeterlange Tierchen mit seinem dünnen, schlauchförmigen Körper, an dem sich mehrere lange fadenförmige Fangarme befinden (Fig. 2 *A*), hat schon bald nach der Entdeckung des Mikroskops die Aufmerksamkeit der Beobachter zu fesseln begonnen. Man fand nämlich, dafs dieses merkwürdige Wesen sich durch einen queren Schnitt in zwei Hälften zerlegen läfst, deren jede sich wieder zu einem vollständigen nur entsprechend kleineren Individuum umformt. Die vordere armtragende Hälfte schliefst einfach die Schnittwunde und setzt sich wieder mit dem hinteren Ende fest, die hintere Hälfte dagegen läfst alsbald von den Wundrändern neue Fangarme hervorsprossen, und in kurzer Zeit

[1]) Ernst Haeckel: „Generelle Morphologie der Organismen.“ Berlin 1866.

sind beide Teilstücke wieder vollständige Hydren. Ja, man kann sogar die einzelnen Teilstücke noch weiter teilen und schliefslich das ganze Tier in eine grofse Anzahl kleiner Stücke zerlegen, deren jedes sich wieder zu einem vollständigen Individuum umbildet. Hier ist also das einheitliche Individuum in zwei oder mehrere Individuen geteilt worden. Wäre daher die Unteilbarkeit allein mafsgebend für die Entscheidung, ob man ein Individuum vor sich hat oder nicht, dann wäre die Hydra kein Individuum, denn sie läfst sich teilen, ohne dafs die Teilstücke die charakteristischen Eigentümlichkeiten des ursprünglichen Tieres verlieren, und dasselbe ist der Fall bei jedem Baum, bei jedem Strauch.

Das Moment der Unteilbarkeit ist also nicht aufrecht zu erhalten für die Definition des Individualbegriffs, sondern nur das Moment der Ungeteiltheit, der Einheit. Solange die Hydra ungeteilt war, bestand sie als Individuum, als Ganzes, als Ungeteiltes,

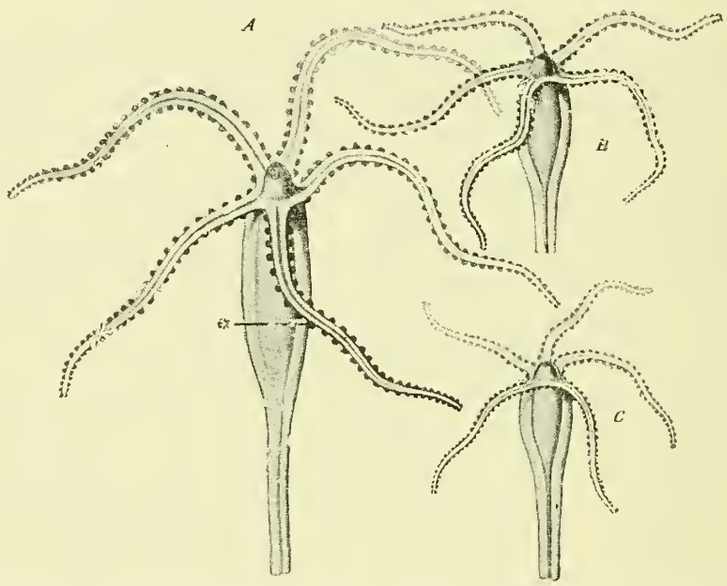


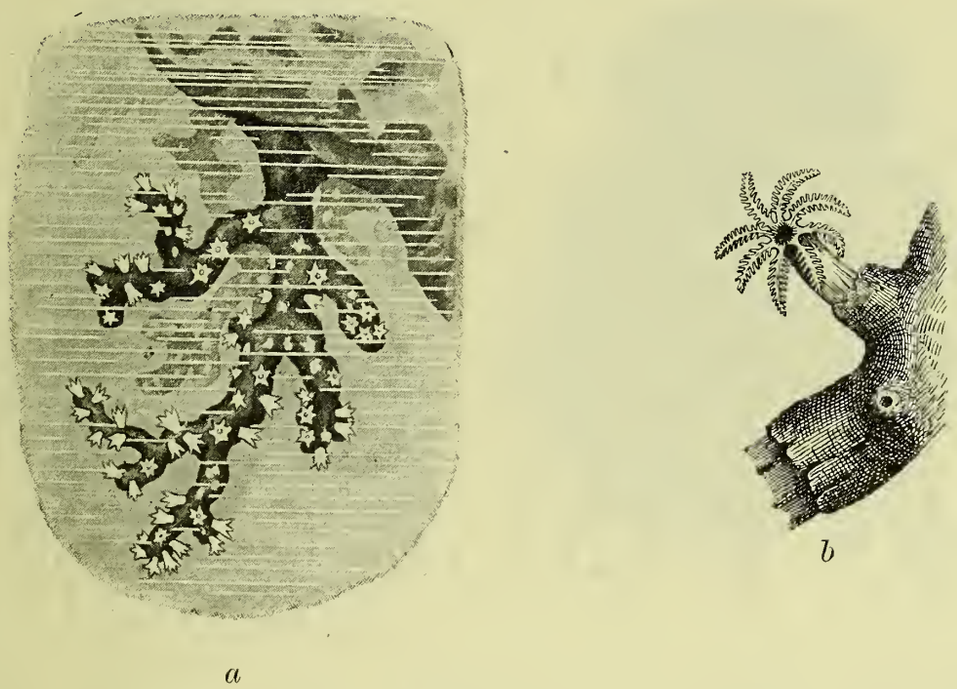
Fig. 2. Hydra fusca, Süfswasserpolyp. *A* bei * quer durchgeschnitten, *B* und *C* die beiden Teilstücke haben sich zu zwei vollständigen Individuen regeneriert.

als Einheit. Durch die Teilung ging zwar das ursprüngliche Individuum zu Grunde, aber es entstanden zwei neue Einheiten daraus, die, solange sie nicht selbst weiter zerschnitten werden, wirklich vollkommene Individuen vorstellen. Nur das Moment der Einheit kann also mafsgebend sein für die Definition des Individualbegriffs, wenn sie in einer so allgemeinen Fassung gegeben werden soll, dafs sie für alle speziellen Fälle gültig bleibt. Ein organisches Individuum wäre demnach nichts als eine einheitliche Masse lebendiger Substanz.

Aber in dieser allgemeinsten Form ist die Definition wieder zu weit, denn danach wäre auch jeder kleine Fetzen lebendiger Substanz, den wir von einer lebendigen Zelle unter dem Mikroskop abgeschnitten haben, noch ein Individuum. Wir werden uns indessen nicht entschliefsen können, einen solchen Fetzen als Individuum zu betrachten, wenn wir sehen, wie jedes Stückchen lebendiger Substanz, das nicht mehr den Wert einer Zelle hat, stets nach einiger Zeit unfehlbar zu Grunde geht. Es gehört also zum Begriff des Individuums noch das Moment der Selbsterhaltungsfähigkeit. Somit können wir sagen: ein

organisches Individuum ist eine einheitliche Masse lebendiger Substanz, welche unter bestimmten äufseren Lebensbedingungen selbsterhaltungsfähig ist.

Diese Definition findet zunächst Anwendung auf alle einzelnen, freilebenden Organismen, die räumlich voneinander getrennt und nicht künstlich zerteilt sind, also auf alle Organismen in der Form, wie sie in der Natur vorkommen; aber die Definition umfafst noch mehr als nur räumlich zusammenhängende Organismen, sie umfafst auch zusammengehörige Gruppen von einzelnen Organismen, deren jeder vom anderen zwar räumlich getrennt sein kann, die aber alle zusammen eine Einheit bilden. Ein Beispiel dafür ist der Ameisenhaufen. Der Ameisenhaufen stellt ein Individuum vor, insofern er ein einheitliches Ganzes ist, in dem die einzelnen Teile, wie die Glieder eines



a *b*

Fig. 3. Eucorallium rubrum, Edelkoralle. *a* ein Korallenstock mit vielen Individuen, *b* ein einzelnes Individuum, stärker vergröfsert. Nach Haeckel.

Organismus, einheitlich zusammen arbeiten. Der Ameisenstaat besteht aber seinerseits wiederum aus lauter einzelnen Individuen, aus Männchen, Weibchen, Arbeiterinnen, Soldaten etc., und so sehen wir schon, dafs die Individualität von sehr verschiedenem Werte sein kann. Der Ameisenstaat, selbst ein Individuum, umfafst wieder eine grofse Menge von Individuen. Wir haben es hier also mit Individualitäten von ganz verschiedenem Grade zu tun. Es erscheint daher zweckmäfsig, diese Individualitätsgrade in der Weise zu unterscheiden, dafs man die umfassendere Individuenform als ein Individuum höherer Ordnung, die sie zusammensetzenden Individuenformen als Individuen niederer Ordnung bezeichnet. Ganz ähnlich dem Verhältnis zwischen dem Ameisenstaat und der einzelnen Ameise ist das Verhältnis bei den Korallenstöcken. Hier ist der ganze Korallenstock (Fig. 3 *a*) ein Individuum höherer Ordnung, der einzelne Korallenpolyp (Fig. 3 *b*) aber ein Individuum niederer Ordnung; der Unterschied gegenüber dem Ameisenhaufen besteht nur

darin, dafs die Individuen niederer Ordnung hier substantiell untereinander im Zusammenhang stehen.

Es wird zweckmäfsig sein, eine Umschau in der organischen Welt danach zu halten, welche verschiedenen Grade der Individualität wir finden. Der Staat, die Kolonie ist offenbar der höchste Individualitätsgrad, denn auch eine Summe von Staaten überschreitet die Individualitätsstufe des Staates nicht als eine neue Einheit. Die nächst niedere Individualitätsstufe im Staat aber ist die einzelne Person. Sehen wir, ob auch die Person noch niedrigere Individualitätsstufen umfafst. Schon die Korallenkolonie könnte man in gewissem Sinne als Person auffassen, die aus einzelnen Organen besteht; noch deutlicher aber wird das Verhältnis bei einer anderen Zölenteratengruppe, bei den Siphonophoren. Die Siphonophoren stellen Personen vor, die

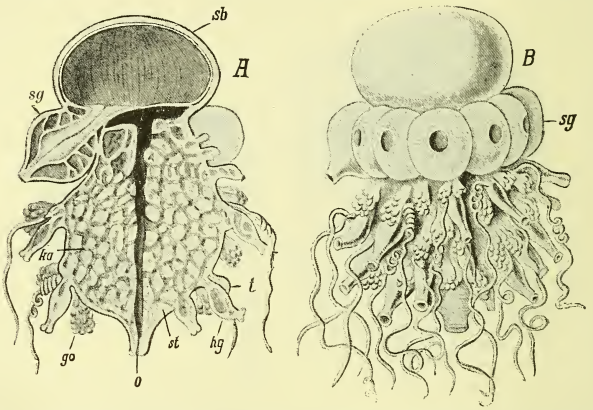


Fig. 4. Stephalia corona, eine Siphonophore. *A* Längsschnitt, *B* äufsere Ansicht, *sb* Schwimmblase, *sg* Schwimmglocken, *go* Geschlechtstrauben, *hg* Magenschläuche, *o* Hauptmagenschlauch, *t* Tentakel. Sämtliche Organe sind einzelne Individuen. Nach Haeckel.

aus einer Anzahl verschiedenartig entwickelter Organe zusammengesetzt sind. Alle diese Organe, von denen die einen für die Bewegung, die anderen für die Ernährung, einige für die Fortpflanzung, andere für den Schutz des ganzen Körpers entwickelt sind, gruppieren sich um eine Längsachse in regelmäfsiger Anordnung herum (Fig. 4). Aber alle diese Organe sind einzelne Individuen, denn die Entwicklungsgeschichte der Siphonophoren zeigt uns einerseits, dafs sie durch Knospung sämtlich aus morphologisch homologen Teilen hervorgehen, und anderseits, dafs sich in bestimmten Fällen einzelne Individuen, wie z. B. die Schwimmglocken, vom Stamme loslösen und ein selbständiges Dasein als Medusen führen können. Wir sehen also, dafs wir die Person der Siphonophoren als eine Kolonie von einzelnen Organen auffassen können, dafs somit die Individualitätsstufe der Person die niedrigere Individualitätsstufe der Organe umfafst. Suchen wir, ob es noch niedrigere Individualitätsstufen gibt als das Organ.

Bei genauer Zergliederung eines Organs, etwa eines menschlichen Armes, zeigt sich, dafs auch dieses noch aus verschiedenartigen Bestandteilen zusammengesetzt ist, die wir als Gewebe bezeichnen. Der Arm enthält Muskelgewebe, Nervengewebe, Knochengewebe etc.; das Charakteristikum für das Organ ist daher seine Zusammensetzung aus mehreren verschiedenen Gewebearten. Die nächst niedrigere Individualitätsstufe wäre also das Gewebe. In der Tat gibt es Organismen, welche nur aus einer einzigen Gewebeform bestehen, bei denen noch keine Verschiedenheit der einzelnen Gewebebestandteile vorhanden ist. Solche freilebenden Gewebe finden wir zahlreich vertreten in der Gruppe der Algen. Eudorina elegans z. B. ist eine durchsichtige, kleine Gallertkugel, in der nebeneinander viele einzelne runde Klümpchen eingebettet liegen, die sich bei näherer Untersuchung als voneinander getrennte Teilchen lebendiger Substanz erweisen. Diese kleinsten Teilchen für sich existierender lebendiger Substanz sind Zellen. In unserem Fall hat jede Zelle zwei zierliche Geifselfäden, durch deren Bewegung die ganze maulbeerförmige Gallertkugel im Wasser umhergetrieben wird (Fig. 5). Jede solche Geifselzelle ist ein selbständiges Individuum und lebt, wenn sie von der Gallertkugel getrennt wird, wie das z. B. auch spontan bei der Fortpflanzung eintritt, ungestört weiter. Hier sehen wir also, dafs die Individualitätsstufe des Gewebes die einzelne Zelle in sich birgt. Das Gewebe ist eine Kolonie von Zellen. Aber bei der Zelle sind wir auch an der niedrigsten Individualitätsstufe angelangt. Zwar finden wir, dafs auch die Zelle noch zusammengesetzt ist aus verschiedenen Bestandteilen, vor allem aus einer weicheren Grundmasse, dem Protoplasma, und einem darin eingebetteten festeren Kern, dem Zellkern; aber wir können bei keiner Zelle diese beiden Bestandteile trennen, ohne dafs sie einzeln zu grunde gingen. Eine grofse Anzahl von Experimenten hat gezeigt, dafs kein Protoplasma ohne Zellkern und kein Zellkern ohne Protoplasma allein selbsterhaltungsfähig ist. Also bildet nach unserer Definition des Individuums keins von beiden mehr ein Individuum. Dem entsprechend ist auch in der ganzen Natur nirgends ein freilebender Organismus bekannt, der eine niedrigere Individualitätsstufe repräsentierte als die Zelle. Die Zelle ist der einfachste Individualitätsgrad, die Zelle ist, wie Brücke[1]) sagt, der Elementarorganismus".

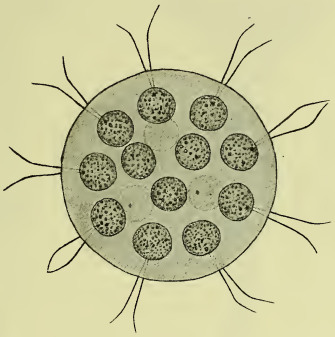


Fig. 5. Eudorina elegans. Eine Flagellaten-Kolonie. Die einzelnen Individuen liegen in einer gemeinsamen Gallertkugel eingebettet.

Scheinbar im Widerspruch mit dieser Auffassung der Zelle als

[1]) Brücke: „Die Elementarorganismen." Wiener Sitzungsbericht. Jahrg. 1861. XLIV. 2. Abt.

Individuum niedrigster Ordnung steht die Tatsache, dafs die Zelle, wie durch viele Versuche in neuerer Zeit festgestellt worden ist, unter bestimmten Bedingungen doch noch künstlich geteilt werden kann in Teilstücke, die dauernd ungestört weiter leben und sich sogar noch fortpflanzen können. Zerschneidet man z. B. unter dem Mikroskop eine freilebende Infusorienzelle, etwa den zierlichen, im Süfswasser lebenden Stentor Roeselii (Fig. 6*A*), der sich besonders dazu eignet, in der Weise, dafs jede Hälfte ein Stück des langen stabförmigen Zellkerns mitbekommt, so zeigt sich dieselbe Erscheinung wie bei Hydra: Die beiden Teilstücke formen sich wieder zu vollständigen kleinen Stentoren um (Fig. 6*B* und *C*) und leben als solche in vollkommen normaler Weise weiter. Hier ist also die Zelle, das Individuum niedrigster Ordnung, doch noch in zwei Individuen zerlegt worden und kann sogar in noch mehr Individuen geteilt werden, wenn man die Operationen so einrichtet, dafs jedes Stück sowohl etwas Protoplasma als auch einen Teil des Zellkerns mitbekommt. Wir werden dieser Tatsache von fundamentaler Bedeutung noch öfter zu gedenken haben. Aber im vorliegenden Falle steht sie doch nur scheinbar im Widerspruch mit der Auffassung der Zelle als Elementar-Individuum, denn, was wir durch die Teilung erhalten haben, sind ja in Wirklichkeit gar keine neuen Individualitätsstufen, sondern vollkommene Stentoren, d. h. Individuen vom Formenwert einer Zelle. Bei allen diesen Teilungen von Zellen, wo wir in den Teilstücken Protoplasma und Kern haben, sind immer die Teilstücke ebenfalls wieder Zellen; über die Zelle kommen wir dabei nicht hinaus. Teilen wir dagegen so, dafs das eine Teilstück, Protoplasma und Kern, das andere nur Protoplasma ohne Kern bekommt, so bleibt das erstere leben und repräsentiert eine vollständige Zelle, das letztere aber, das nicht mehr auf der Individualitätsstufe der Zelle steht, geht unfehlbar zu grunde. Die Zelle bleibt also in jedem Falle der Elementarorganismus.

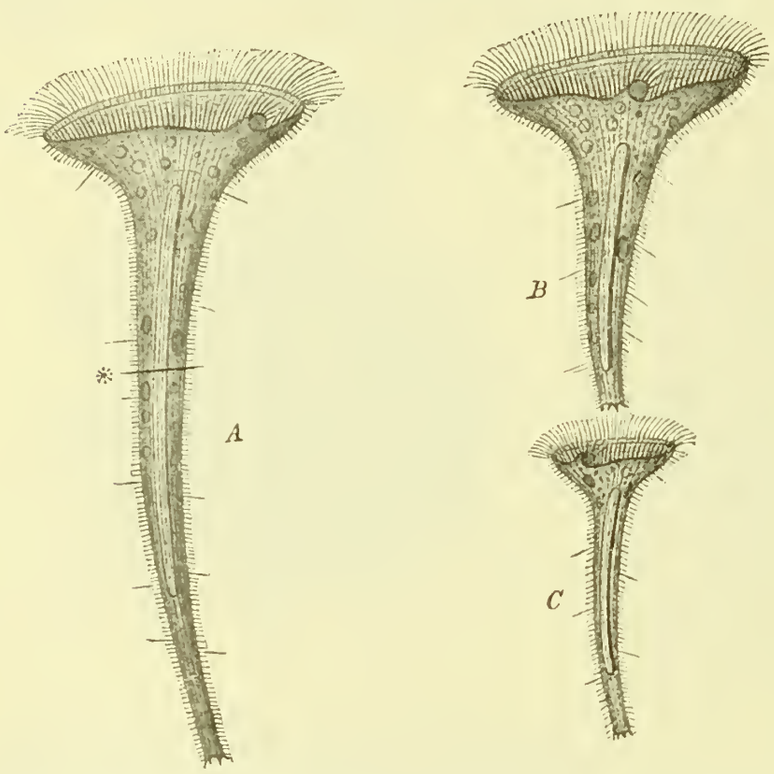


Fig. 6. Stentor Roeselii, eine trompetenförmige Infusorienzelle. *A* quer zerschnitten, *B* und *C* die beiden Teilstücke haben sich zu vollständigen Stentoren regeneriert. Die helle, langgestreckte Masse im Innern bezeichnet den Kern.

Fassen wir unsere bisherigen Betrachtungen über die Individualität zusammen, so können wir in der Organismenwelt fünf Individualitätsstufen unterscheiden und in folgender Weise charakterisieren:

1. Individuen erster Ordnung sind die Zellen. Sie repräsentieren die Elementarorganismen, die nicht mehr aus niedrigeren, für sich lebensfähigen Einheiten zusammengesetzt sind. Ein Beispiel ist das einzellige Wimper-Infusorium Stentor (Fig. 6).
2. Individuen zweiter Ordnung sind die Gewebe. Die Gewebe sind Verbände von Individuen erster Ordnung, deren jedes gleich dem anderen ist. Ein Beispiel ist die flagellate Algenkugel Eudorina (Fig. 5).
3. Individuen dritter Ordnung sind die Organe. Die Organe sind Verbände von verschiedenen Arten Individuen zweiter Ordnung. Ein Beispiel ist die Hydra (Fig. 2), deren ganzer Körper nur aus zwei Schichten von Geweben besteht.
4. Individuen vierter Ordnung sind die Personen. Die Personen sind Verbände von verschiedenen Individuen dritter Ordnung. Ein Beispiel ist der Mensch, dessen Körper aus der Vereinigung verschiedener Organe besteht.
5. Individuen fünfter Ordnung sind die Staaten. Die Staaten sind Verbände von Individuen vierter Ordnung. Beispiele sind die Ameisen- und Bienenstaaten.

Dieses Schema erfordert aber noch eine Bemerkung. Es zeigt zunächst, dafs jedes Individuum höherer Ordnung aus einem Verband von Individuen der nächst niedrigeren Ordnung besteht. Nun sind aber die Konstituenten eines Individuums höherer Ordnung nicht immer reelle Individuen, d. h. sie sind, wenn sie aus ihrem Verbande getrennt werden, nicht immer für sich selbsterhaltungsfähig. Sie haben nur die Fähigkeit der Selbsterhaltung, solange sie im Verbande leben, sind also nur virtuelle Individuen. Nehmen wir z. B. ein Individuum vierter Ordnung, also eine Person, etwa einen Menschen, so besteht diese Person aus einzelnen Organen, also aus Teilen, die ihrem Formenwert nach Individuen dritter Ordnung gleichen. Diese Organe sind aber nur virtuelle, nicht reelle Individuen, denn aus dem Verband getrennt gehen sie zu grunde. Dasselbe kann bei Individuen aller Ordnungen der Fall sein. Auch z. B. die Zelle eines tierischen Gewebes, aus dem Verband mit ihren Schwestern getrennt, ist für sich nicht lebensfähig; sie ist also nur als virtuelles Individuum im Gewebe enthalten u. s. f. In anderen Fällen dagegen können die Konstituenten eines Individuums höherer Ordnung auch zu reellen Individuen der nächst niederen Ordnung werden, wenn man sie aus dem Verbande trennt, wie das z. B. der Fall der Eudorina zeigt, bei der die einzelnen Zellen auch getrennt für sich lebensfähig sind.

Was aus diesen Betrachtungen hervorgeht, ist die wichtige Tatsache, dafs alle lebendigen Individuen, welcher Ordnung sie auch angehören mögen, in letzter Instanz entweder aus Zellen als elementaren Bausteinen zusammengesetzt oder selber freilebende Zellen sind. Die Zelle mufs daher der Herd derjenigen Vorgänge sein, deren Ausdruck die Lebenserscheinungen sind, d. h. der Sitz der Lebensvorgänge selbst.

Demgegenüber ist vor einiger Zeit von Altmann[1]) der Versuch

[1]) Altmann: „Die Elementarorganismen und ihre Beziehungen zu den Zellen.“ Leipzig 1890.

gemacht worden, eine noch niedrigere Individualitätsstufe nachzuweisen als die Zelle, und damit die Anschauung zu widerlegen, dafs die Zellen die Elementarorganismen seien. Seit langer Zeit bereits weifs man, dafs im Inhalt der Zellen weit verbreitet sich in einer homogen erscheinenden Grundsubstanz rundliche Körnchen von verschiedener Gröfse finden, die als Elementarkörnchen, Granula oder Mikrosomen bezeichnet werden (Fig. 7). In manchen Fällen sind nur wenige solcher Granula in der Zelle vorhanden; in anderen Fällen ist die ganze Zelle dicht mit ihnen vollgepfropft, so dafs die Grundsubstanz dazwischen fast verschwindet. Diese Granula betrachtet Altmann als die eigentlichen Elementarorganismen und bezeichnet sie als „Bioblasten". Sie sollen nach Altmann die eigentlich lebendigen Elemente in der Zelle vorstellen, die den Sitz der Lebenserscheinungen bilden. Die Zelle selbst ist nach der Auffassung Altmanns dann als eine Kolonie von Bioblasten anzusehen, also nicht mehr als Elementarorganismus, sondern als Individuum höherer Ordnung. Freilich kann man den einzelnen Bioblasten, wenn er aus dem Verband mit den übrigen Bioblasten der Zelle getrennt ist, nicht mehr am Leben erhalten. Indessen gibt es nach Altmann auch freilebende Bioblasten in der Natur, und das sind die Bakterien. Das grofse Heer der Spaltpilze oder Bakterien stellt, wie Altmann meint, nichts weiter vor als freilebende Elementarorganismen, die den Granulis oder Bioblasten, welche den Zelleninhalt zusammensetzen helfen, in bezug auf ihre Individualitätsstufe durchaus gleichwertig sind.

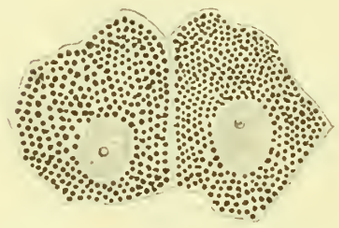


Fig. 7. Leberzellen mit Granulis. Nach Altmann.

Vergeblich sieht man sich in den Arbeiten Altmanns nach einer stichhaltigen Begründung der Hypothese um, nach der die Bioblasten die Elementarorganismen vorstellen. Dagegen ist es nicht schwer, die Unhaltbarkeit dieser Auffassung zu erkennen, so dafs sich die Mehrzahl der Forscher vollkommen ablehnend gegen dieselbe verhalten hat, und der Versuch Altmanns, in den sogenannten Bioblasten eine noch niedrigere Individualitätsstufe nachzuweisen als die Zelle, für völlig mifslungen angesehen werden mufs.

Als die beiden wichtigsten Elemente, welche die Granula-Hypothese unhaltbar erscheinen lassen, sind folgende zu betrachten. Einerseits fafst Altmann unter dem Begriff des Granulums die allerverschiedensten Elemente des Zellinhalts zusammen, Elemente, die schlechterdings überhaupt nicht miteinander homologisiert werden können. Zwar hat Altmann später die Auffassung, dafs die Chlorophyllkörper, die den Pflanzenzellen die grüne Farbe verleihen, ebenfalls Bioblasten seien, fallen gelassen, aber immerhin enthält der Begriff noch jetzt die heterogensten Elemente. So wurden von Altmann als Granula nicht nur die feinen grauen Körnchen betrachtet, die weit verbreitet in den verschiedensten freilebenden und Gewebezellen vorkommen und selbst wieder die allerverschiedenste chemische Zusammensetzung und Bedeutung für das Zellleben haben, sondern auch die feinen Farbstoffkörnchen der Pigmentzellen, die den Geweben, in denen sie liegen, ihre charakteristische Farbe verleihen, ferner die feinen, plättchenartigen Gebilde, die aus dem Dotter der Eier bekannt sind, und schliefslich sogar die kleinen Öltröpfchen und Fettkügelchen, die sich in den verschiedenen

Gewebezellen, besonders in der Leber und den Zellen des Unterhautbindegewebes vorfinden. Unter den Granulis im Altmannschen Sinne werden aufgenommene Nahrungsstoffe und Stoffwechselprodukte der Zelle einträchtig zusammengefafst und als Elementarorganismen betrachtet, also Stoffe, welche die allerverschiedenste Rolle im Zellleben spielen oder gespielt haben. Andererseits aber weist Altmann für keine einzige aller dieser Granulaformen nach, dafs sie die allgemeinen Lebenserscheinungen zeigt, eine Forderung, die man doch erfüllt sehen mufs, um die Bezeichnung „Elementarorganismus" zulässig finden zu können. Übrigens dürfte wohl niemand einen Versuch, diesen Nachweis zu führen, für aussichtsvoll halten, besonders wenn es sich um einen in der Zelle liegenden Öltropfen oder ein Pigmentkorn handelt. Nun glaubt zwar Altmann, in den Bakterien freilebende Granula erblicken zu müssen, aber hierfür fehlt nicht nur jeder Anhaltspunkt, sondern es hat auch in neuerer Zeit durch die ausgezeichneten Untersuchungen Bütschlis[1]) den Anschein gewonnen, dafs die Bakterien vollkommene Zellen sind, also Organismen, die Altmann als Kolonien von Bioblasten betrachtet.

Diese Bedenken genügen schon, um die Auffassung der Granula als Elementarorganismen umzustofsen. Es erscheint überhaupt als durchaus unzulässig, Gebilde als Elementarorganismen zu bezeichnen, für die wir keine analogen freilebenden Organismen kennen. Wenn wir das tun, dann fällt der Begriff des organischen Individuums vollständig in sich zusammen, denn wir haben dann keine Berechtigung, bei irgend einem Teil der lebendigen Substanz stehen zu bleiben, sondern können mit der gleichen Berechtigung schliefslich ein Sauerstoff- oder Kohlenstoff- oder sonst irgend ein Atom, das gerade im Lebensvorgang tätig ist, als Elementarorganismus bezeichnen. Dann gäbe es ebensoviel verschiedene Elementarorganismen wie organische Elemente. Eine andere Frage ist die, was wir als einen Organismus, als ein organisches Individuum bezeichnen wollen, eine andere diejenige, was wir überhaupt lebendig nennen wollen. Über die letztere Frage werden wir uns später auseinander zu setzen haben; bezüglich der ersteren aber müssen wir, wenn uns der Begriff des organischen Individuums nicht unter den Händen zerfliefsen soll, unbedingt an der Forderung festhalten, dafs zum Organismus die Summe aller der Lebenserscheinungen gehört, welche die Selbsterhaltung repräsentieren, und dieser Bedingung entspricht als niedrigster Organismus nur die Zelle. Die Zelle bleibt daher das Individuum niedrigster Ordnung — die Zelle ist der Elementarorganismus.

2. Allgemeine und spezielle Zellbestandteile.

Der Gedanke, dafs die ungeheure Fülle der Erscheinungen, welche das Leben ausmachen, in allen ihren wesentlichen Elementen schon an das mikroskopisch winzige Klümpchen lebendiger Substanz gebunden ist, das die einzelne Zelle vorstellt, regt so unwiderstehlich den Drang zum tieferen Nachforschen an, dafs seit jener Zeit, als man die Zellen zuerst in ihrer Bedeutung als Elementarorganismen

---

[1]) O. Bütschli: „Über den Bau der Bakterien und verwandter Organismen." Leipzig 1890.

erkannte, bis jetzt sich ein unzählbares Heer von Forschern mit dem eingehenderen Studium der Zelle und ihrer Bestandteile beschäftigt hat, ein Umstand, dem wir es verdanken, dafs unsere morphologische Kenntnis der Zelle von Jahr zu Jahr erweitert und der Begriff der Zelle immer mehr und mehr präzisiert worden ist.

Der Begriff dessen, was man zum Wesen der Zelle zu rechnen habe, ist nicht immer derselbe gewesen. Die Entstehung des Zellbegriffs stammt, wie wir sahen [1]), aus der mikroskopischen Beobachtung der Pflanzen. Die Mikroskopiker des 17. und 18. Jahrhunderts fanden, dafs die Pflanzengewebe neben langen röhrenförmigen Gebilden auch kleine, kammerartig durch Wände voneinander abgegrenzte Elemente enthielten, die eine Flüssigkeit beherbergten. Diese kleinen Gebilde bekamen wegen ihrer Ähnlichkeit mit den grofsen Zellen der Bienenwaben den Namen „Zellen“. So stellte man sich zu jener Zeit die Zelle als ein einfaches, von einer Wand oder Membran umschlossenes Flüssigkeitströpfchen vor. Als das Charakteristische, das auch zu der für die Pflanzenzellen sehr bezeichnenden Namengebung „Zelle“ geführt hatte, galt dabei die „Zellmembran“, die eben die Kammer-, Bläschen- oder Zellenform bedingte. Diese Auffassung erhielt sich auch noch, als bereits Schleiden neben der Zellflüssigkeit oder dem Zellsaft noch eine schleimige, dickflüssige Masse, den „Pflanzenschleim“, oder, wie sie Mohl nannte: das „Protoplasma“ entdeckte, und als von seiten Schwanns der Zellbegriff auch auf die Elementarteile der tierischen Gewebe ausgedehnt wurde.

Erst die grundlegenden Arbeiten von Max Schultze [2]) gaben dem Zellbegriff einen ganz anderen Inhalt. Das Studium der Rhizopoden, jener einzelligen Organismen, deren nackter Protoplasmakörper an beliebiger Stelle seine zähflüssige Leibes-Substanz zu feinen Fäden und Netzen auszuziehen vermag, führte Max Schultze zu der Ansicht, dafs die Zellmembran nicht das Wesentliche der Zelle sein könne, denn die grofse Menge der Rhizopodenformen hat zeitlebens keine Zellmembran, sondern dafs das Wesentliche die Substanz sei, welche schon früher von Dujardin [3]) bei den nackten Rhizopoden und Infusorien des Süfswassers als Sarkode bezeichnet worden war. Durch eine Vergleichung der Rhizopoden und der Pflanzenzellen lieferte darauf Max Schultze den Beweis, dafs die Substanz der Rhizopoden, die Sarkode, durchaus identisch ist mit dem zähflüssigen Inhalt der Pflanzenzellen, dem Protoplasma, und so begründete er die „Protoplasmatheorie“, nach welcher der wesentliche Bestandteil der Zelle das Protoplasma ist. Die Auffassung, dafs die Zelle ein einfaches Klümpchen Protoplasma sei, hat sich in der Folge auch glänzend bewährt gegenüber der alten Auffassung, welche die Zellmembran für das Wesentliche ansah, denn nicht nur ist mit der ungeheuren Formenfülle der einzelligen Rhizopoden, zu denen die kalkschaligen Polythalamien oder Foraminiferen und die kieselschaligen Radiolarien ebenso gehören wie die völlig schalenlosen Amöben, eine erdrückende Menge von membranlosen Zellen bekannt geworden,

---

[1]) Vergl. pag. 27.

[2]) Max Schultze: „Über Muskelkörperchen, und was man eine Zelle zu nennen habe.“ Im Arch. f. Anat. und Physiologie. 1861. — Derselbe: „Das Protoplasma der Rhizopoden und Pflanzenzellen.“ Leipzig 1863.

[3]) Dujardin: „Histoire naturelle des Zoophytes-Infusoires.“ Paris 1841.

sondern man hat auch gesehen, dafs bei der Entwicklung vieler Pflanzen und Tiere als Eier einzellige Stadien vorkommen, die jeder Zellmembran entbehren. So ist seit Max Schultzes Begründung der Protoplasmatheorie die Auffassung, dafs die Zellmembran ein allgemeiner Zellbestandteil sei, vollständig fallen gelassen worden.

Indessen mit der Definition Max Schultzes sind die wesentlichen oder allgemeinen Zellbestandteile noch nicht erschöpft. Schon Brown[1]) hatte 1833 im Protoplasma noch ein besonderes Gebilde, den Zellkern, entdeckt, der als ein rundliches Körnchen durch sein abweichendes Lichtbrechungsvermögen deutlich von dem ihn einschliefsenden Protoplasma zu unterscheiden war. Schleiden[2]), der diese Entdeckung Browns aufgriff, wies den Zellkern als einen weit verbreiteten Bestandteil der Zelle im Protoplasma vieler Pflanzen nach, liefs sich aber verleiten, in seiner Theorie der Phytogenesis den Kern als dasjenige Element zu betrachten, aus dem die Zelle erst im Lauf der individuellen Entwicklung der Pflanze entstände. Seit jener Zeit hat man dem Zellkern immer mehr Aufmerksamkeit geschenkt. Man fand ihn nicht nur in den pflanzlichen Zellen, sondern nach Schwanns[3]) Arbeiten auch in den verschiedensten tierischen Zellen. Besonders aber, als man mittels gewisser Farbstoffe, wie Carmin, Hämatoxylin etc., den Kern färben und so im Protoplasma, in dem er eingebettet ist, deutlich sichtbar zu machen lernte, kam man mehr und mehr zu der Ansicht, dafs der Kern einen sehr charakteristischen Bestandteil der Zelle vorstellt, und bald entstand die Frage, ob es überhaupt Zellen ohne Kern gäbe, ob nicht der Kern ein allgemeiner Bestandteil der Zelle sei, der ebenso wie das Protoplasma zum Wesen der Zelle gehöre.

Unter den einzelligen, freilebenden Rhizopoden, auf die Max Schultzes Untersuchungen die Aufmerksamkeit gelenkt hatten, fand Haeckel[4]) eine ganze Anzahl, in denen keine Spur von einem Kern nachzuweisen war, die Haeckel, da sie aus einem einfachen Klümpchen Protoplasma zu bestehen schienen und somit die niedrigsten und einfachsten überhaupt denkbaren Organismen waren, als Moneren bezeichnete. Eine andere Gruppe von Organismen, in denen sich keine Kerne nachweisen liefsen, war die ebenfalls erst in neuerer Zeit in den Vordergrund des Interesses gezogene Mikroorganismengruppe der Sprofspilze und der Spaltpilze (Bakterien), der kleinsten überhaupt existierenden lebendigen Wesen, die, wenn sie auch bereits eine feste, unveränderliche Form besitzen, doch keine Spur von einer Differenzierung ihres durch und durch gleichartig erscheinenden Protoplasmakörpers erkennen liefsen. Wenn wir von den roten Blutkörperchen der Warmblüter absehen, die ebenfalls keine Differenzierung ihrer Körpersubstanz in zwei gesonderte Teile, in Protoplasma und Kern, zeigen, die sich aber nachweislich aus wirklichen, kernhaltigen Zellen entwickeln, so enthielten die Gruppen der

---

[1]) R. Brown: „Observations on the organs and mode of fecundation in Orchideae and Asclepiadeae.“ In Transactions of the Linnean society. London 1833.

[2]) M. Schleiden: „Beiträge zur Phytogenesis.“ In Müllers Archiv. 1833.

[3]) Th. Schwann: „Mikroskopische Untersuchungen über die Übereinstimmung in der Struktur und dem Wachstum der Tiere und Pflanzen.“ 1839.

[4]) Ernst Haeckel: „Biologische Studien. I. Heft: Studien über Moneren und andere Protisten.“ Leipzig 1870.

Moneren, der Sprofspilze und der Bakterien die einzigen anscheinend kernlosen Zellen.

Indessen die Auffassung der Moneren als kernloser Zellen änderte sich mit der in neuerer Zeit so enorm aufblühenden mikroskopischen Färbetechnik mehr und mehr. Immer mehr von den Organismen, die Haeckel noch als Moneren beschrieben hatte, wurden bei Anwendung der neueren, komplizierten Färbemethoden als kernhaltige Zellen erkannt; in manchen von ihnen wurde sogar eine grofse Zahl kleiner Kerne nachgewiesen, und Gruber[1]) fand Formen, in denen die Kernsubstanz in unzähligen, äufserst winzigen Körnchen durch das ganze Protoplasma zerstreut ist (Fig. 8). So schmolz die Zahl der ursprünglichen Moneren immer mehr zusammen, und die wenigen, deren man noch nicht zu erneuter Untersuchung habhaft werden konnte, werden von den meisten Forschern jetzt ebenfalls für kernhaltige Zellen gehalten, in denen nur die unvollkommenere Technik der früheren Zeit, wie bei den anderen, jetzt für kernhaltig erkannten, die Kerne nicht nachzuweisen vermochte.

Fig. 8. Pelomyxa pallida. Ein Rhizopod mit sehr fein verteilter Kernsubstanz. Nach Gruber.

Viel länger als die Moneren haben die Bakterien den Bemühungen getrotzt, eine Differenzierung, die dem Kern und dem Protoplasma der übrigen Zellen entspräche, in ihnen aufzufinden. Alle erdenklichen Färbemethoden und die stärksten mikroskopischen Vergröfserungen vermochten nicht zwei voneinander geschiedene Formen der lebendigen Substanz in ihrem winzigen, durchaus homogen erscheinenden Körper nachzuweisen. Dieser Stand unserer Kenntnisse dauerte trotz des gewaltigen Aufschwungs, den die Bakteriologie in neuerer Zeit nahm, bis in die letzten Jahre. Erst vor einigen Jahren gelang es Bütschli[2]), in dem Körper der Bakterien eine feinere Struktur zu entdecken. Er fand nämlich, dafs sich bei sehr starken Vergröfserungen und unter Anwendung bestimmter, nicht zu starker Intensität der Durchleuchtung mit den spezifischen Kernfärbemitteln, die wie z. B. Hämatoxylin nur die Kernsubstanz und nicht das Protoplasma färben, zwei verschiedene Substanzen im Bakterienkörper sichtbar machen lassen, von denen die eine sich intensiv färbt, während die andere den Farbstoff nicht annimmt. Das Massenverhältnis der beiden Substanzen ist charakteristisch. Es überwiegt nämlich meist die Masse der färbbaren Substanz über die Masse der ungefärbten. Dagegen ist die gegenseitige Lagerung beider bei verschiedenen Bakterienformen verschieden.

---

[1]) A. Gruber: „Über einige Rhizopoden aus dem Genueser Hafen.“ In Ber. d. naturforschenden Gesellsch. zu Freiburg i. B. Bd. IV. 1888.

[2]) O. Bütschli: „Über den Bau der Bakterien und verwandter Organismen.“ Leipzig 1890.

Während bei der einen, wie z. B. Bacterium lineola (Fig. 9 *a*), die gefärbte Substanz in der Mitte liegt und die ungefärbte eine schmale periphere Schicht um dieselbe bildet, ist bei anderen, besonders den korkzieherartig gewundenen Spirillenformen, wie dem im Sumpfwasser gemeinen Spirillum undula (Fig. 9 *b*), die ungefärbte Substanz ganz an einem oder an beiden Enden des langgestreckten, nur aus gefärbter Substanz bestehenden Körpers angesammelt. Diese Differenzierung der Körpersubstanz in zwei verschiedene Teile, von denen der eine sich mit den spezifischen Kernfärbemitteln färbt, während der andere ungefärbt bleibt, scheint vollständig der Sonderung der lebendigen Substanz in Kern und Protoplasma, wie sie alle anderen Zellen charakterisiert, zu entsprechen, und auch im Tierreich haben wir Zellenformen, welche ganz dasselbe Massenverhältnis von beiden Substanzen zueinander zeigen, nämlich die Samenfäden oder Spermatozoën, deren einzelliger Körper ebenfalls

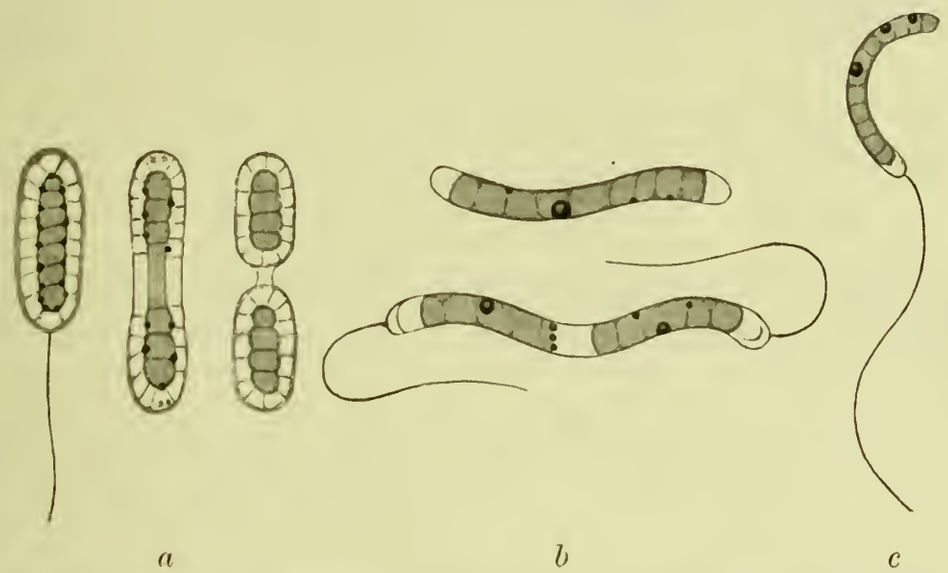


Fig. 9. Structur verschiedener Bakterien. Nach Bütschli. *a* Bacterium lineola, normal und in Teilung begriffen, *b* Spirillum undula, *c* Bacterium aus Sumpfwasser.

aus einer grofsen Menge Kernsubstanz und einer nur sehr geringen Menge von Protoplasma besteht. Es darf indessen nicht unerwähnt bleiben, dafs von anderer Seite gegen die Bütschlische Auffassung des Bakterienkörpers der Einwand geltend gemacht worden ist, es handle sich hier um Differenzierungen, die nur durch die angewandten Reagentien hervorgebracht worden seien, um Erscheinungen, wie sie in der Botanik als „Plasmolyse“ bezeichnet werden. Es läfst sich vorläufig nicht entscheiden, wie weit dieser Einwand zutrifft. Jedenfalls ist er nicht allgemein als zutreffend anerkannt worden. Aufserdem weifs man, dafs auch im Körper der Bakterien die sonst für die Zellkerne charakteristischen Substanzen, die Nukleïne, nicht fehlen.

Bei den Sprofspilzen, den verschiedenen Hefezellarten endlich, war es bis in die letzte Zeit nicht möglich gewesen, mit Sicherheit einen Zellkern zu finden. Erst in neuerer Zeit gelang es einigen Untersuchern, besonders dem englischen Forscher Harold Wager [1]),

[1]) Harold Wager: „The Nucleus of the Yeast-Plant.“ In Annals of Botany. Vol. XII, No. XLVIII. 1898.

mit aller nur wünschbaren Deutlichkeit den Zellkern nachzuweisen. Der Kernapparat der Hefezellen steht sogar auf einer ziemlich hohen Entwicklungsstufe. Er besteht aus einer Vakuole, die chromatische Elemente enthält, und einem isoliert davon und neben ihr im Protoplasma liegenden Nukleolarkörper. Bei der Sprossung zeigt dieser Kernapparat ein sehr charakteristisches Verhalten, das am besten durch die beistehende Fig. 10 veranschaulicht wird.

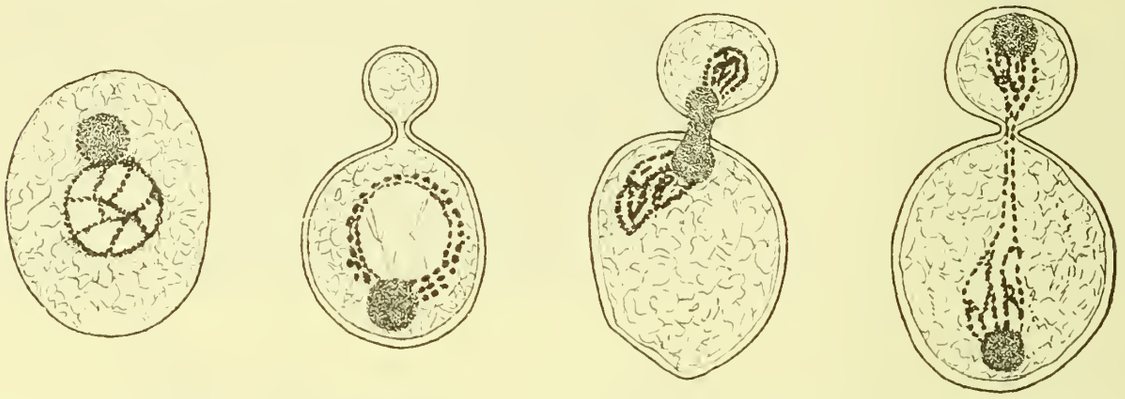


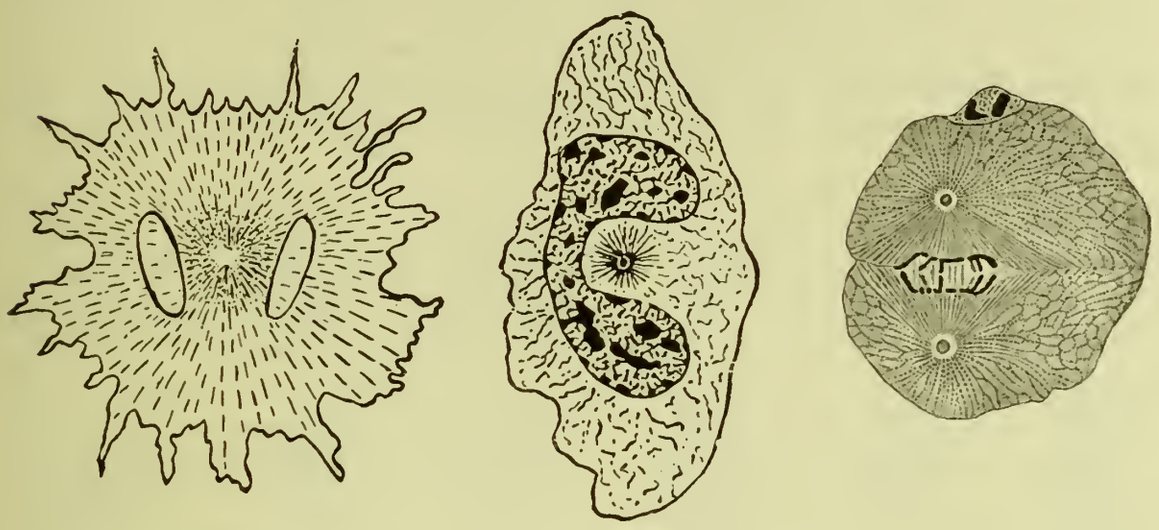
Fig. 10. Hefezellen (Saccharomyces cerevisiae) mit ihrem Kernapparat in vier verschiedenen Stadien der Sprofsbildung. Der helle Hof ist die Kernvakuole mit den dunklen Chromatinkörnchen, der dunkle Kreis das Kernkörperchen. Nach Harold Wager.

So scheint es nach dem jetzigen Stande unserer Kenntnisse, als ob es unter den heute auf der Erde lebenden Organismen überhaupt keine Zellen gäbe, in denen nicht eine Sonderung von zwei verschiedenen Substanzen vorhanden wäre, als ob also aufser dem Protoplasma auch jede Zelle einen Kern besäfse. Eine andere Frage ist es freilich, ob es während der Entwicklungsgeschichte der lebendigen Substanz auf der Erde in früheren Zeiten einmal Organismen gegeben habe, bei denen der ganze Körper aus einer einzigen homogenen Substanz bestand, bei denen noch keine Sonderung in verschiedene Stoffe eingetreten war. Sollte es jemals solche Organismen gegeben haben, so könnten wir diese als Cytoden, wie Haeckel die kernlosen Elementarorganismen bezeichnet, den wirklichen Zellen gegenüberstellen. Jedenfalls aber können wir vorläufig daran festhalten, dafs zu dem Begriff der Zelle nicht blofs eine einzige homogene Masse, das Protoplasma, sondern auch noch eine davon differente Substanz, die Kernsubstanz, gehört. Demnach wäre die morphologische Definition Max Schultzes in folgender Weise zu erweitern: Die Zelle ist ein Klümpchen Protoplasma mit einer gewissen Menge darin eingebetteter Kernsubstanz.

Ist hiermit aber die Definition der Zelle erschöpft, oder gehören zum morphologischen Begriff der Zelle noch mehr Bestandteile? Wenn wir mit stärkeren Vergröfserungen das Protoplasma der Zellen durchmustern, finden wir, dafs aufser dem Kern in vielen Zellen noch andere distinkte Bestandteile in der protoplasmatischen Grundmasse eingebettet liegen. So finden wir in manchen Zellen Öltröpfchen, in anderen Pigmentkörnchen, in Pflanzenzellen Stärkekörner etc., aber keinen von allen diesen Körpern treffen wir in jeder Art von Zellen; sie sind sämtlich nur spezielle, keine allgemeinen Zellenbestandteile. Dagegen schien es in neuerer Zeit den Anschein zu gewinnen, als ob neben den beiden bisher allein als allgemein bekannten Zellbestand-

teilen, dem Protoplasma und dem Zellkern, doch noch ein dritter allgemeiner Zellbestandteil existierte, das Polkörperchen, Zentralkörperchen oder Zentrosom.

Das Zentrosom (Fig. 11) ist erst in neuerer Zeit etwas genauer bekannt geworden. Zwar war es schon vor mehr als zwei Jahrzehnten,



a *b* *c*

Fig. 11. *a* Pigmentzelle vom Hecht. Zwischen den beiden Kernen liegt das Zentrosom mit seiner Protoplasmastrahlung. Nach Solger. *b* Leukocyt von einer Salamanderlarve. Neben dem hantelförmigen Kern liegt rechts das Zentrosom mit Strahlenkranz. Nach Flemming. *c* Eizelle, in Teilung begriffen. Um die beiden Zentrosomen deutliche Protoplasmastrahlung. Nach Boveri.

als man die eigentümlichen Kernteilungserscheinungen bei der Zellvermehrung untersuchte, bemerkt worden, aber erst später wurde es von van Beneden [1]) und Boveri [2]) als wichtiges Element in der Zelle erkannt, das sich wie der Zellkern bei der Vermehrung der Zellen durch Teilung fortpflanzt. Van Beneden kam daher zu der Ansicht, dafs das Zentrosom ebenso wie der Zellkern und das Protoplasma ein allgemeiner Zellbestandteil sei, eine Annahme, die durch die Beobachtungen von Flemming, Solger, Heidenhain u. a. gestützt wurde, die auch in anderen Zellarten, wie Leukocyten, Pigmentzellen, Epithelzellen etc., ein oder mehrere Zentrosomata auffanden, und zwar auch zuzeiten, wo die Zellen nicht im Teilungszustande waren. Trotzdem ist es bei einer grofsen Anzahl von Zellen bisher nicht gelungen, ein Zentrosom nachzuweisen, und in letzter Zeit mehren sich die Stimmen, welche auch in einzelnen Fällen, wo man früher mit Sicherheit die Existenz eines Zentrosoms behauptete, die letztere bestreiten, ja überhaupt die Existenz eines solchen Zellbestandteils in Zweifel ziehen. Indessen das kann vielleicht in der Natur des Zentrosoms begründet sein. Das Zentrosom ist ein wegen seiner verschwindenden Kleinheit sehr schwer im Protoplasma auffindbares Körnchen, an dem sich mit unseren mikroskopischen Hilfsmitteln keinerlei Struktur feststellen

---

[1]) E. van Beneden: „Recherches sur la maturation de l'œuf, la fécondation et la division cellulaire.“ In Arch. de Biologie, 1883. Vol. IV. — Van Beneden et Neydt: „Nouvelles recherches sur la fécondation et la division mitosique chez l'ascaride mégalocéphale.“ 1887.

[2]) Th. Boveri: „Zellenstudien.“ In Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft. 1887, 1888, 1890.

läfst. Dazu kommt, dafs es mit den gewöhnlichen Farbstoffen in der Regel nicht färbbar ist. Auch die Versuche M. Heidenhains, spezifische Färbemittel für das Zentrosom zu finden, wie sie für den Kern existieren, haben nicht zu befriedigenden Ergebnissen geführt. Das Zentrosom wird nur bemerkbar durch die Strahlung des Protoplasmas, von der es bei bestimmten Zuständen der Zelle umgeben wird. Bei der Teilung der Zellen nämlich ordnet sich das Protoplasma in Form eines Strahlenkranzes um das Zentrosom herum an, das den Mittelpunkt der Strahlungsfigur bildet (Fig. 11) und eben nur als Mittelpunkt dieser eigentümlichen Strahlung in die Erscheinung tritt.

Während eine grofse Zahl der Forscher, vor allem van Beneden, dazu neigt, das Zentrosom als einen eigenen Bestandteil der Zelle aufzufassen, da es immer im Protoplasma getrennt vom Zellkern vorkommt, vertritt O. Hertwig [1]) die Meinung, dafs das Zentrosom als Teil der Kernsubstanz zum Kern gehört und nur während der Tätigkeit des Kerns bei der Befruchtung und Teilung aus dem Kern in das Protoplasma übertritt, um nachher bei dem Ruhezustand der Zelle wieder als Teil der Kernsubstanz in den Kern zurückzutreten. Dafs diese Annahme Hertwigs für gewisse Fälle in der Tat zutrifft, haben wenig später die ausgezeichneten Untersuchungen von Brauer [2]) über die Entwicklung der Samenzellen des Pferdespulwurms (Ascaris megalocephala) gezeigt. Brauer konnte feststellen, dafs das Zentrosom bei diesen Zellen während der Ruhezeit im Kern selbst enthalten ist und sich sogar in gewissen Fällen im Kern selbst teilt, um dann erst in das Protoplasma auszutreten und hier die Protoplasmastrahlung zu erzeugen, welche das Zentrosom bei der Teilung der Zelle zu umgeben pflegt (Fig. 12). Andererseits wissen wir aber jetzt, dafs in der grofsen Mehrzahl von Fällen das Zentrosom dauernd auch während der Ruhe der Zelle aufserhalb des Kerns liegen bleibt. Wir haben also, wie Heidenhain [3]) und Boveri [4]) bemerken, weder Grund, das Zentrosom als einen Kernbestandteil, noch als einen Protoplasmabestandteil zu betrachten; wir werden es vielmehr vorläufig bis die Erfahrungen über das Zentrosom eine festere Form angenommen haben, am besten als einen selbständigen Zellbestandteil auffassen müssen, der gleichwertig neben Zellkern und Protoplasma in der Zelle existiert. Da indessen sehr viele Zellformen, namentlich unter den einzelligen Organismen, bekannt sind, in denen man bisher noch kein Zentrosom hat auffinden können, so besteht zur Zeit nicht die Berechtigung, im Zentrosom einen allgemeinen Zellbestandteil zu erblicken wie im Kern und im Protoplasma. Unter den Lebenserscheinungen der Zelle ist übrigens bisher nur bei den Fortpflanzungs- und Befruchtungserscheinungen eine Beteiligung des Zentrosoms bekannt geworden.

---

[1]) O. Hertwig: „Die Zelle und die Gewebe.“ Jena 1892.

[2]) A. Brauer: „Zur Kenntnis der Herkunft des Zentrosomas.“ In Biolog. Centr.-Blatt Bd. XIII, 1893. — Derselbe: „Zur Kenntnis der Spermatogenese von Ascaris megalocephala.“ In Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 42.

[3]) M. Heidenhain: „Neue Untersuchungen über die Zentralkörper und ihre Beziehungen zum Kern und Zellenprotoplasma.“ In Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 43, Jahrg. 1894.

[4]) Th. Boveri: „Über das Verhalten der Zentrosomen bei der Befruchtung des Seeigeleies, nebst allgemeinen Bemerkungen über Zentrosomen und Verwandtes.“ In Verhandl. der physik.-mediz. Gesellsch. zu Würzburg. N. F. Bd. 29, 1895.

Nach alledem können wir als allgemeine Zellbestandteile einzig und allein das Protoplasma in seiner Gesamtheit und den Zellkern mit seinen Differenzierungen allen speziellen Zellbestandteilen, wie Zellmembranen, Stärkekörnern, Pigmentkörnern, Oltröpfchen, Chlorophyllkörpern, Zentrosomen etc., gegenüberstellen.

3. Mehrkernige Zellen und Syncytien.

Wir hatten vorhin in der organischen Natur fünf Individualitätsstufen voneinander unterschieden; jetzt müssen wir uns aber erinnern,

Fig. 12. Teilung und Austritt des Zentrosoms bei dem Kern der Samenzellen von Ascaris megalocephala. Oben zwei Reihen aufeinanderfolgender Stadien des Kerns (*n* Nucleolus, *c* Centrosom). Darunter zwei Samenzellen nach Austritt des Zentrosoms aus dem Kern. Nach Brauer.

dafs in der lebendigen Welt nirgends in Wirklichkeit scharfe Grenzen zu finden sind. Wir hatten die Zellen als Elementarorganismen von der nächst höheren Individualitätsstufe, den Geweben, unterschieden, und es könnte den Anschein haben, als ob in der Tat keine schärfere Grenze existiere, als zwischen einem Gewebe, das aus einer Anzahl gleichartiger Zellen besteht, und einer einzelnen Zelle, als ob beide Individualitätsstufen sehr leicht voneinander zu unterscheiden wären. Allein dem ist in Wirklichkeit nicht so. Es gibt einzelne Organismen, die eine Unterscheidung, ob Elementarorganismen oder Gewebe, nicht leicht erscheinen lassen, und wir werden uns hier, ebenso wie in vielen anderen Fällen, wo es sich darum handelt, in der Natur Grenzen zu ziehen, recht klar bewufst, dafs alle Abgrenzungen und Definitionen in letzter Instanz ein mehr oder weniger willkürliches Moment in

sich enthalten müssen, wenn sie scharf sein sollen, — dafs alle Grenzen und Definitionen nichts als psychologische Hilfsmittel zum Zwecke der Erkenntnis sind.

Die Übergangsformen zwischen typischen Zellen und echten Geweben sind zahlreich. Sie bestehen darin, dafs innerhalb einer einheitlichen Protoplasmamasse mehrere distinkte Zellkerne liegen. In vielen Fällen finden wir in einer Zelle statt des einen Zellkerns, wie er für den Typus einer Zelle charakteristisch ist, deren zwei. So trifft man z. B. sehr häufig in manchen Geweben, wie dem Gewebe des Zellknorpels (Fig. 13), Zellen mit zwei Kernen. Von diesen Zellformen führen Übergänge, die drei, vier, fünf und mehr Kerne haben, bis zu denjenigen Organismen, die eine ungezählte Menge von Kernen in ihrem Protoplasma bergen. Zellformen mit wenigen Kernen sind z. B. manche Epithelzellen (Fig. 14 *a*), Zellen mit vielen Kernen die in dem Darm der Frösche parasitisch lebenden grofsen Wimperinfusorien Opalina (Fig. 14 *b*), und Formen mit zahllosen Kernen finden wir unter den Meeresalgen, unter denen z. B. Caulerpa (Fig. 15) eine riesige Zelle von der Gestalt und Gröfse eines Blattes vorstellt, in deren dünner, lamellöser Protoplasmaschicht eine unzählige Menge von Zellkernen liegt, die alle mit dem Protoplasma zusammen in fortwährender, langsam strömender Bewegung zwischen den Zellwänden, d. h. den beiden Blattflächen, begriffen sind.

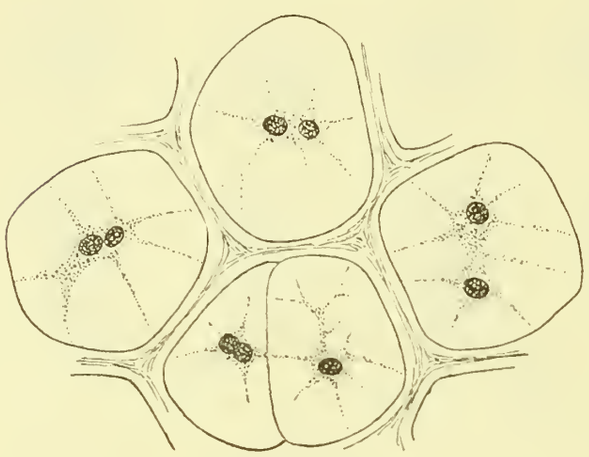


Fig. 13. Zellknorpel; die Zellen enthalten zwei Zellkerne.

Alle diese Organismen mit mehreren Zellkernen können wir als mehrkernige Zellen von den vielzelligen Geweben, zu denen sie den Übergang bilden, trennen, wenn wir das Gewicht bei der Unterscheidung auf den Umstand legen, dafs bei den mehrkernigen Zellen das den einzelnen Kern umgebende Protoplasmaterritorium nicht von den benachbarten abgegrenzt ist, sondern mit dem ganzen übrigen Protoplasma zusammen eine einheitliche Masse vorstellt, die nur als Ganzes nach aufsen hin durch eine bestimmte Oberflächenform abgeschlossen erscheint, während im Gewebe jedes einzelne Protoplasmaterritorium, das zu einem Zellkern gehört, scharf von allen übrigen geschieden ist. Die vielkernige Zelle stellt also immer noch eine Zelle vor, die als Ganzes durch eine bestimmte Oberflächengestalt charakterisiert ist; das Gewebe aber wird von einer Summe von einzelnen Zellen gebildet, deren jede ihre eigene, scharf abgegrenzte Gestalt besitzt.

Schwieriger wird die Frage, ob wir es mit vielkernigen Zellen oder mit echten Geweben zu tun haben, bei gewissen niederen Organismen, die von den Botanikern als Pflanzen, von den Zoologen häufig als Tiere in Anspruch genommen worden sind und in vieler Beziehung grofses Interesse verdienen. Das sind die Myxomyceten. Im

Laubwalde auf moderigen Blättern oder faulenden Baumstämmen sieht man bisweilen weifse, gelbe oder braunrote Netzwerke, die sich öfter mehrere Dezimeter weit mit ihren feinen, baumartig verzweigten Strängen an der Unterlage ausbreiten (Fig. 16 *I*). Diese Netzwerke, die auch mitunter dichtere, klumpige Massen von demselben Aussehen bilden, sind, wie man bei näherer Betrachtung findet, von einer weichen, schleimartigen Konsistenz. Beobachtet man ein solches Netzwerk nach einigen Stunden oder am nächsten Tage wieder, so

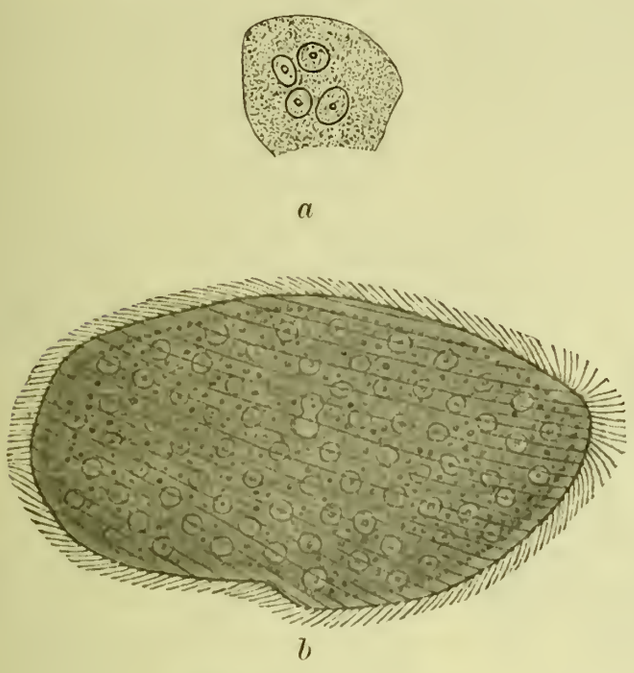


Fig. 14.

Fig. 14. *a* Epithelzelle mit mehreren Kernen aus der Harnblase des Menschen. Nach Virchow. *b* Opalina ranarum, ein einzelliges Wimperinfusor aus dem Darm des Frosches mit vielen Kernen. Nach Zeller.

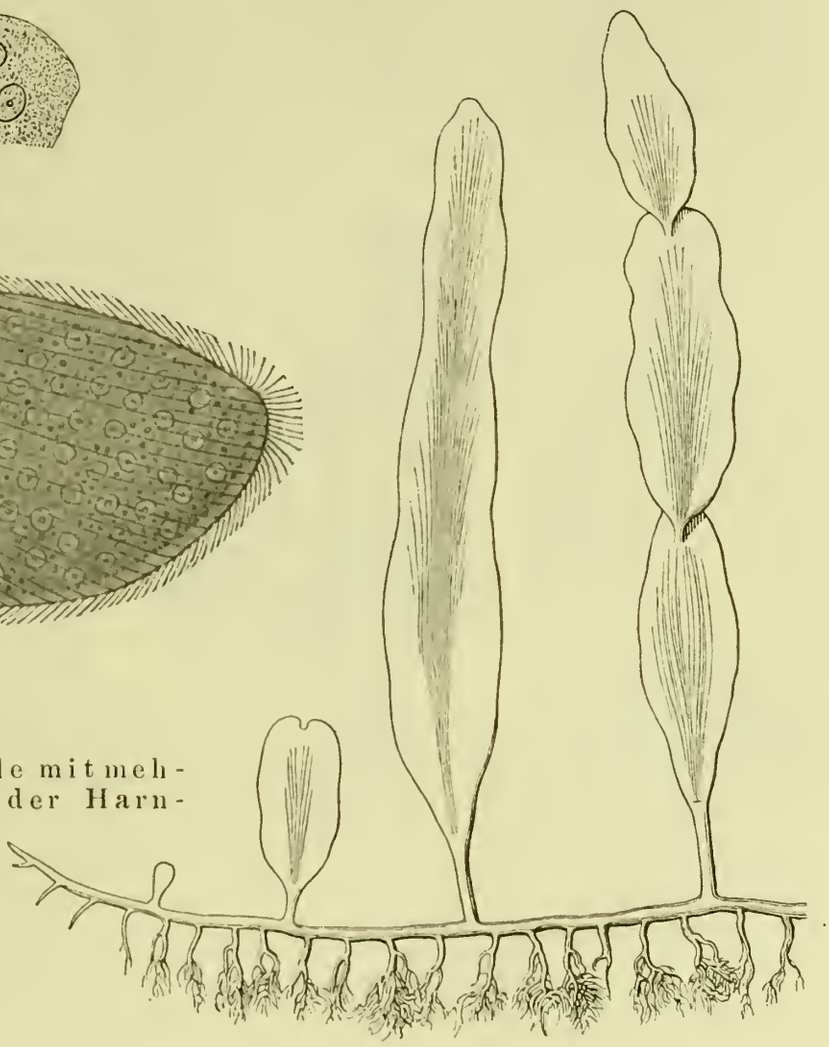


Fig. 15.

Fig. 15. Caulerpa, eine blattförmige Meeresalge. Die einzelnen Blätter sind dünne, zwischen zwei flächenhafte Zellulosewände eingeschlossene Protoplasmalamellen mit zahllosen kleinen, hier nicht sichtbaren Kernen. Natürliche Gröfse. Nach Reinke.

findet man, dafs es nicht nur seinen Platz, sondern auch seine Gestalt vollständig verändert hat, und trennt man ein Stückchen davon ab, so kann man, wenn es auf eine Glasplatte gelegt und an einem feuchten Orte gehalten wird, sehen, wie die ganze Masse anfängt, langsam zu fliefsen und feine Ausläufer nach hierhin und dorthin zu entsenden, die sich baumförmig verzweigen und netzartig zusammenfliefsen. Kurz, man sieht, dafs das ganze Netzwerk lebt. Diese eigentümlichen Wesen sind als Myxomyceten bekannt. Sie bestehen aus vollständig nacktem Protoplasma. In den feinen Strängen ihrer „Plasmodien“ findet man bei mikroskopischer Untersuchung und Färbung eine grofse Menge von Zellkernen, die fortwährend von dem langsam

fliefsenden Protoplasma mitgeschleppt werden, die über- und untereinanderkugeln und deutlich erkennen lassen, dafs sie keine bestimmte Lage besitzen, sondern regellos in der einheitlichen Protoplasmamasse immer wieder ihren Platz wechseln. Hier sind also keine einzelnen Zellterritorien im Protoplasmakörper abgegrenzt. Wir würden daher die Plasmodien nach dem oben gegebenen Kriterium für vielkernige Zellen halten müssen. Indessen in dieser Auffassung werden wir wieder schwankend, wenn wir die Entstehung der Myxomycetenplasmodien verfolgen. Die Myxomyceten pflanzen sich durch „Sporen" fort, d. h. durch kleine, mikroskopische Kapseln, deren Schale platzt, um je einer kleinen, nackten, formwechselnden Zelle mit einem Kern den Austritt zu gewähren (Fig. 16 *a*, *b*, *c*). Da von den Sporen immer eine sehr grofse Menge zusammenliegt, schlüpft gleichzeitig auch immer eine Menge einzelner Zellen aus. Alle diese Zellen kriechen alsbald zusammen, fliefsen ineinander und bilden so eine gröfsere einheitliche Protoplasmamasse, in welcher eine Menge von Kernen enthalten ist (Fig. 16 *e*, *f*). Indem die Protoplasmamasse durch selbständige Ernährung wächst, vermehren sich auch die Kerne durch Teilung, und so entsteht schliefslich das grofse, netzförmig ausgebreitete Myxomyceten-Plasmodium. Dieses Plasmodium, obwohl es eine einheitliche Protoplasmamasse mit vielen Kernen ohne Zellgrenzen vorstellt, ist also trotzdem aus vielen einzelnen Zellen hervorgegangen. Wir haben daher streng genommen nicht das Recht, die Plasmodien der Myxomyceten als vielkernige Zellen zu betrachten, während wir auf der anderen Seite auch nicht berechtigt sind, sie als echte Gewebe anzusprechen. denn wir finden ja für die einzelnen Kerne keine Zellgrenzen abgesteckt. Man hat daher für diese Zwischenstufen zwischen der einzelnen Zelle und dem Gewebe einen besonderen Namen geschaffen und bezeichnet sie als „Syncytien".

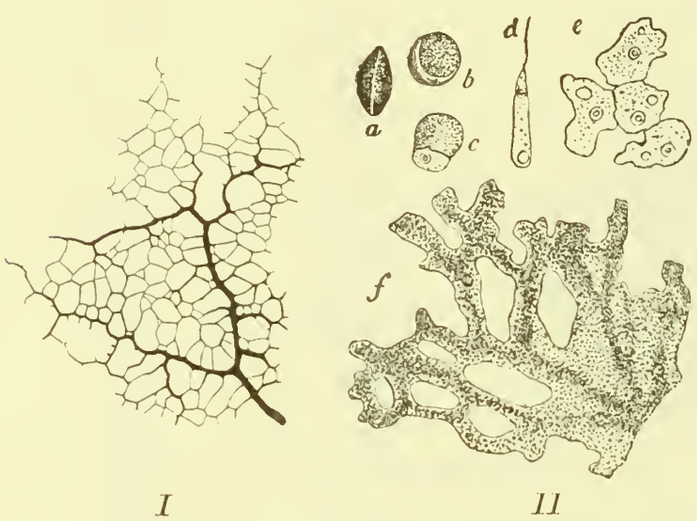


Fig. 16. *I* Aethalium septicum. Stück eines netzförmigen Myxomyceten-Plasmodiums. Natürl. Gröfse. *II* Chondrioderma difforme. *f* Stück eines Plasmodiums, *a* eine Spore, *b* dieselbe quellend, *c* der Sporeninhalt kriecht aus, *d* die Spore hat sich in eine Geifselzelle verwandelt, *e* die Geifselzellen haben sich in Amöben umgebildet, die wieder zur Bildung eines Plasmodiums zusammenkriechen. *II* nach Strasburger.

B. Die morphologische Beschaffenheit der lebendigen Substanz.

1. Form und Gröfse der Zelle.

Ein Umstand, welcher der konsequenten Durchführung der Zellentheorie am meisten im Wege gestanden hat, und welcher noch jetzt jedem, der sich mit dem feineren Bau der Organismen zu beschäftigen

anfängt, die gröfsten Schwierigkeiten bereitet, ist die erstaunliche Verschiedenheit der Form, in welcher der eine einzige Elementarbestandteil des organischen Lebens auftritt. Die Formen der verschiedenartigen Zellen sind so überaus mannigfaltig, dafs es dem ungeübten Beobachter nicht selten schwer wird, sich an den Gedanken zu gewöhnen, dafs es sich hier nur um verschiedene Modifikationen eines und desselben Elements, eines und desselben Typus handelt. Gegenüber dieser unerschöpflichen Mannigfaltigkeit der verschiedenen Zellenarten unter sich besteht aber anderseits eine sehr weitgehende Konstanz der Form einer und derselben Zellenart, so dafs die Zellen irgend eines bestimmten Gewebes des menschlichen Körpers, z. B. der Leber, der Haut, des Knochens, des Blutes etc., immer sofort als solche, d. h. als Leber-, Haut-, Knochen- oder Blutzellen, zu erkennen

Fig. 17. Eine Amöbe in verschiedenen Formenstadien beim Kriechen. Das hyaline Exoplasma fliefst immer voran. In der Mitte und hinten liegt das körnige Endoplasma mit dem dunkleren Kern und der blasseren Vakuole.

sind. Einige Beispiele werden die grofsen Verschiedenheiten in der Form der Zellen am besten illustrieren.

Es gibt eine nicht geringe Zahl von Zellen, die überhaupt keine beständige Form besitzen, sondern ihre Gestalt fortwährend verändern und daher als amöboïde Zellen bezeichnet werden. Die amöboïden Zellen haben sämtlich einen nackten Protoplasmakörper, der, von keiner Zellmembran umschlossen, bald hier, bald dort an seiner Oberfläche eine Vorwölbung seiner Körpersubstanz erscheinen oder wieder verschwinden läfst und so jeden Augenblick eine andere Gestalt annimmt. Je nach der verschiedenen Zellart haben aber diese Vorwölbungen oder „Pseudopodien“ auch verschiedene Formen, so dafs die eine Zellform, wie z. B. die meisten im Süfswasser lebenden Amöben (Fig. 17) oder die Eizellen (Fig 18 *a*) mancher Tiere, durch breite lappen- oder fingerförmige, die andere, wie z. B. die Leukocyten (Fig. 18 *b*) oder farblosen Blutzellen, durch spitze, zerfetzte, wieder andere, wie viele Rhizopoden (Fig. 18 *c*) oder die

Pigmentzellen (Fig. 18 *d*) durch fadenförmige und netzförmig untereinander zusammenfliefsende Pseudopodien charakterisiert sind.

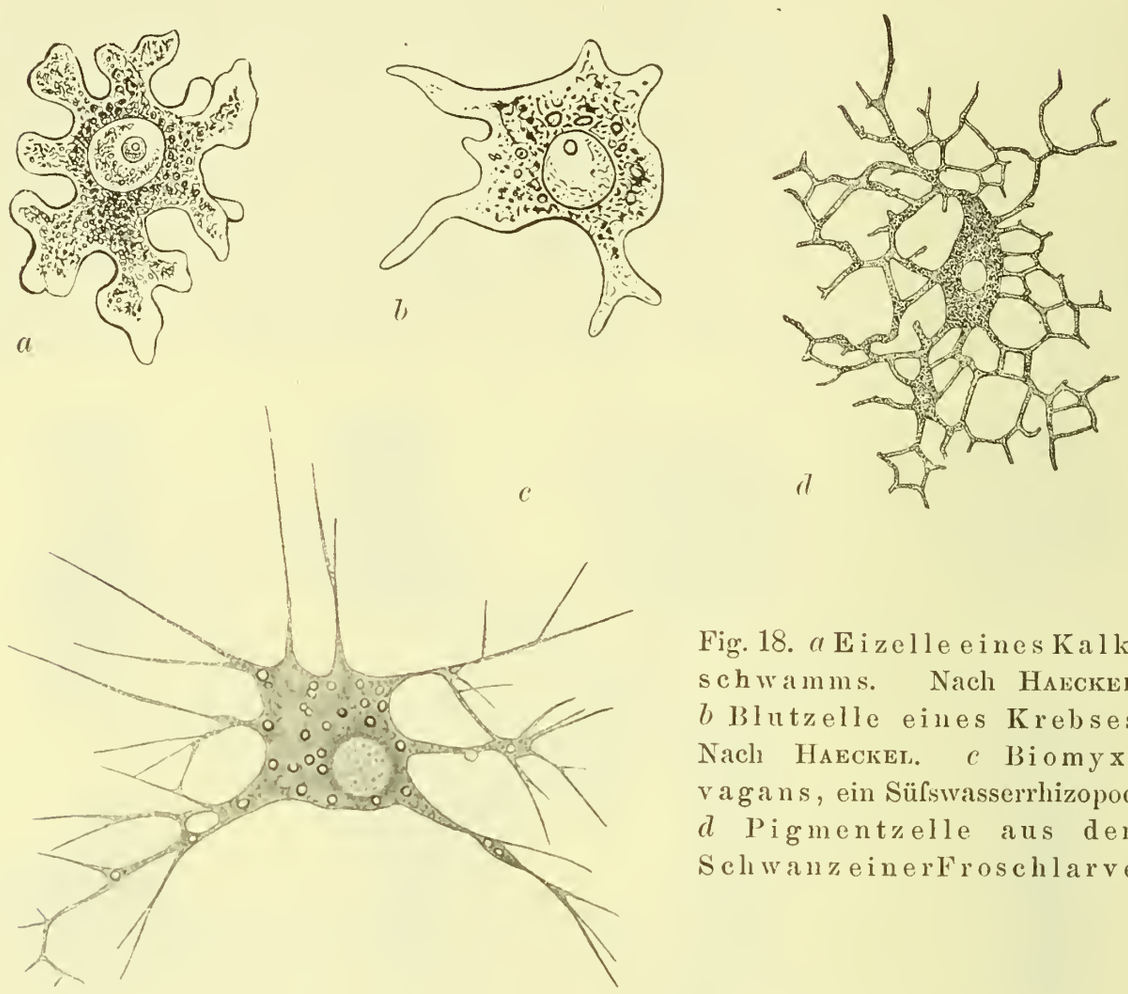


Fig. 18. *a* Eizelle eines Kalkschwamms. Nach Haeckel. *b* Blutzelle eines Krebses. Nach Haeckel. *c* Biomyxa vagans, ein Süfswasserrhizopod. *d* Pigmentzelle aus dem Schwanz einer Froschlarve.

Die überwiegende Mehrzahl der Zellen besitzt dagegen eine beständige Form, sei es, dafs das Protoplasma von einer Zellmembran

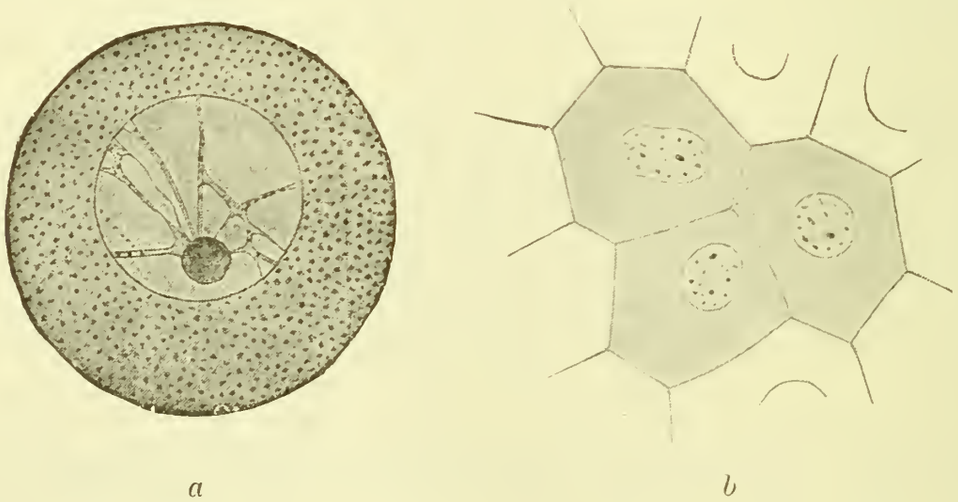
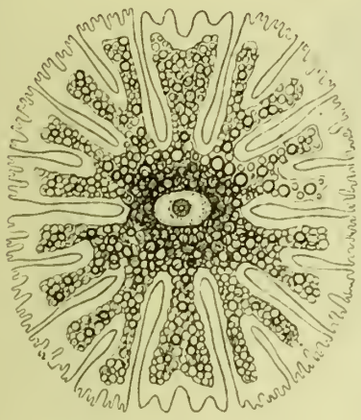


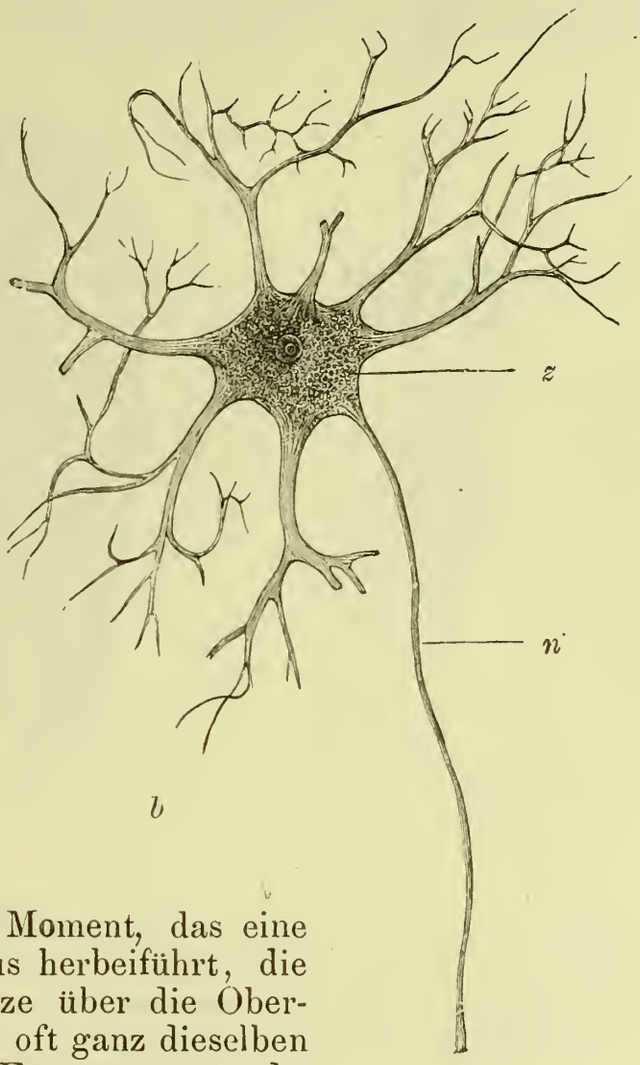
Fig. 19. *a* Eizelle aus dem Eierstock eines Seeigels. Nach Hertwig. *b* Epidermiszellen vom Frosch.

umkleidet ist oder nicht. Die einfachste Zellform, die als Typus des Elementarorganismus betrachtet werden kann, ist jedenfalls die

Kugelform, wie sie unter anderen bei vielen Eizellen (Fig. 19 *a*) zum Ausdruck kommt. Von diesem Typus finden sich Abweichungen nach den verschiedensten Richtungen. Schon dadurch, dafs die Zellen in den Verband mit anderen ihresgleichen treten, was ja in jedem Gewebe der Fall ist, wird ihre Gestalt durch den Druck, dem sie von seiten der Nachbarzellen ausgesetzt sind, beeinflufst. Eine Zelle, die an sich rund ist, mufs daher im Gewebe nach einfachen mechanischen Gesetzen schon eine polyëdrische Gestalt annehmen, so etwa wie Erbsen, die man dicht gedrängt in eine Flasche getan hat und quellen läfst, ihre runde Gestallt verlieren und polyëdrisch werden. In der Tat kommt die polyëdrische Gestalt der Zellen gerade in Geweben, besonders bei Haut- (Epithel-) (Fig. 19 *b*) und Drüsenzellen sehr häufig vor.



a



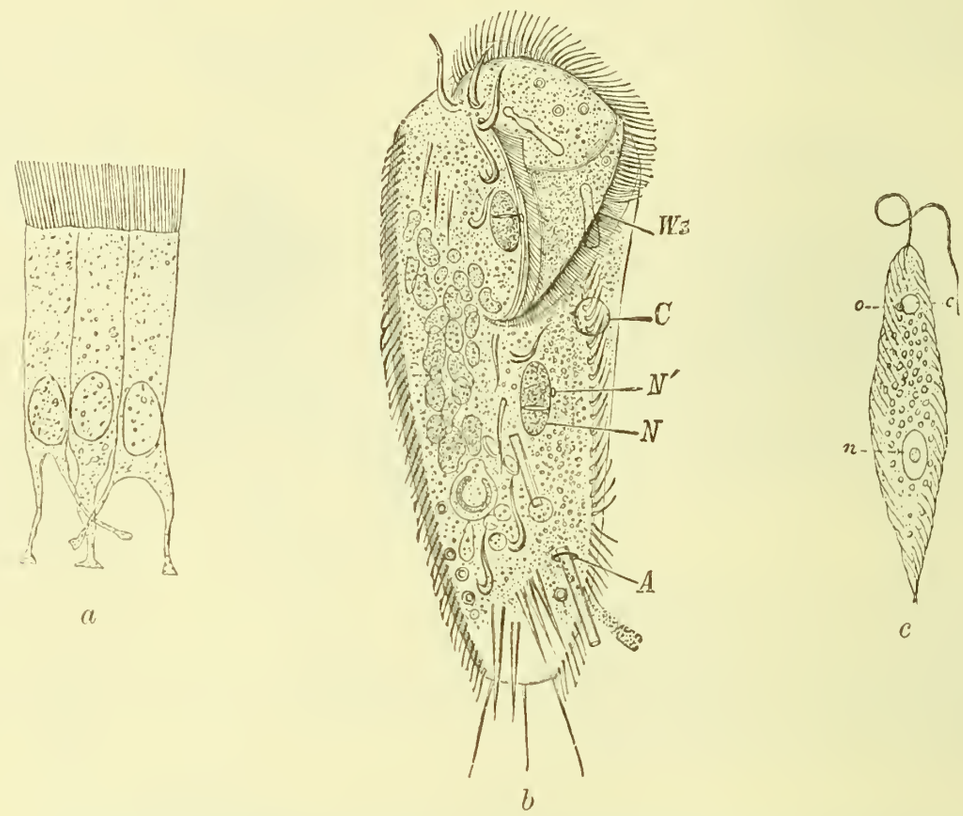
b

Fig. 20. Euastrum, eine einzellige Alge aus der Gruppe der Desmidiaceen. Nach Haeckel. *b* Ganglienzelle aus dem Rückenmark des Menschen. Nach Gegenbaur. *z* Zellkörper, *n* Nervenfortsatz (Achsenzylinderfortsatz).

Dann aber ist ein wesentliches Moment, das eine Abweichung vom runden Typus herbeiführt, die Ausbildung beständiger Fortsätze über die Oberfläche hinaus. Dadurch kommen oft ganz dieselben Zellgestaltungen als beständige Formen zu stande, wie sie amöboïde Zellen vorübergehend zeigen. Die grüne Algenzelle von Euastrum (Fig. 20 *a*) repräsentiert eine solche Zelle mit lappigen Fortsätzen, und die in unserem Zentralnervensystem, im Gehirn und Rückenmark liegenden Ganglienzellen, die den Nervenfasern ihren Ursprung geben, besitzen dauernd Ausläufer und Fortsätze, die genau wie die Pseudopodien mancher Rhizopodenzellen aussehen (Fig. 20 *b*). Andere Zellen, die Wimperzellen, haben an ihrer Oberfläche bewegliche, aber dauernd bestehende Fortsätze von der Gestalt der Augenwimpern. Diese Wimperzellen sind ungemein verbreitet und kommen nicht nur in Geweben als Flimmerepithelzellen (Fig. 21 *a*) vor, sondern auch freilebend, das grofse Heer der Ciliaten oder Wimperinfusorien und der Flagellaten oder Geifselinfusorien bildend, je nachdem der einzellige Körper viele, sei es gleiche, sei es

verschiedenartig differenzierte Wimperhaare besitzt (Fig. 21*b*) oder nur einen oder wenige Geifselfäden trägt (Fig. 21 *c*). Schliefslich haben wir Zellen, die vom Typus dadurch abweichen, dafs sie nach einer Richtung hin enorm in die Länge gezogen sind, so dafs sie als schmale, band- oder fadenförmige Gebilde erscheinen. Extreme in dieser Richtung sind die glatten und quergestreiften Muskelzellen (Fig. 22*a*) sowie manche Spermatozoën (Fig. 22*b*).

Gegenüber der erstaunlichen Formenmannigfaltigkeit der Zellen mufs es auffallen, dafs die Gröfse der Zellen nur innerhalb verhältnismäfsig enger Grenzen schwankt. Es ist eine sehr bemerkenswerte Tatsache, dafs bei weitem die Mehrzahl aller Zellen mikroskopisch klein ist. Wohl bewegt sich die Gröfse der Organismen inner-



a *b* *c*

Fig. 21. *a* Flimmerepithelzellen. Nach Schieferdecker. *b* Stylonychia mytilus, eine Wimperinfusorienzelle mit verschiedenartig differenzierten Wimpern, *Wz* Mund-Wimperzone, *C* kontraktile Vakuole, *N* Makronukleus, *N'* Mikronukleus, *A* Afteröffnung. Nach Stein. *c* Euglena viridis, eine Geifselinfusorienzelle mit einer einzigen Geifsel. *n* Kern, *o* Augenfleck, *c* Vakuole. Nach Stein.

halb enorm weiter Grenzen von der verschwindenden Kleinheit des Bakteriums, das nur wenige Tausendstel eines Millimeters mifst, bis zu der imponierenden Masse eines Elephanten oder bis zur gewaltigen Ausdehnung eines amerikanischen Mammutbaumes. Niemals aber finden wir, dafs gröfsere Organismen nur aus einer einzigen Zelle beständen. Nur sehr wenige Zellformen, die einen klumpigen Protoplasmakörper haben, erreichen einen Durchmesser von wenigen Millimetern, und bei diesen wenigen Zellen, die eine solche Gröfse besitzen, werden wir bald auf die Tatsache aufmerksam, dafs sie einen amöboïden Protoplasmakörper haben, dessen Oberfläche sich fortwährend verändert, dessen Substanz fortwährend in strömender Bewegung begriffen ist. Die Tatsache, dafs klumpige Zellen, deren Radius nach

allen Dimensionen ungefähr gleich grofs ist, und deren Protoplasma sich nicht in fortwährender Strömung befindet, niemals die Gröfse von wenigen Millimetern überschreitet, erleidet nur scheinbare Ausnahmen. Man könnte z. B. als eine solche Ausnahme die Eizelle der Vögel geltend machen. Bekanntlich repräsentiert das Ei eines Huhnes, ehe es den Körper verlassen hat, noch eine einzige Zelle. Ein Straufsenei würde demnach eine einzige riesige, klumpige Zelle sein, die scheinbar der angeführten Regel widerspräche. Indessen, diese Ausnahme ist, wie gesagt, nur scheinbar, denn das wirklich aktive oder lebendige Protoplasma der Eizelle besitzt nur eine sehr geringe Gröfse und ist nur in Form einer äufserst dünnen und zarten Lamelle der übrigen Masse aufgelagert, die ihrerseits ganz allein von dem untätigen Eidotter, dem Nährmaterial für die sich weiter entwickelnde und fortpflanzende Zelle, gebildet wird. Also hier haben wir in Wirklichkeit gar keine solide, klumpige Masse lebendiger Substanz, sondern nur eine dünne Lamelle, und eine solche ein- oder zweidimensionale Grössenentwicklung liegt auch bei allen anderen Zellen vor, die, wie z. B. die oft über Dezimeter langen, quergestreiften Muskelzellen der Beinmuskeln oder die in mehr als Meter lange Nervenfäden auslaufenden Ganglienzellen oder die blattförmigen Zellen der Caulerpa, die gewöhnliche Gröfse überschreiten. Was bei allen diesen Tatsachen aber zum Ausdruck kommt, ist der Umstand, dafs das Verhältnis von Masse zu Oberfläche der Zelle eine gewisse Gröfse niemals überschreitet. Wie wir später sehen werden, ist diese Erscheinung tief im Wesen der lebendigen Substanz begründet, und die Entstehung eines grofsen massigen Organismus ist überhaupt nur möglich durch Aufbau aus sehr kleinen autonomen Elementen, wie es die Zellen sind.

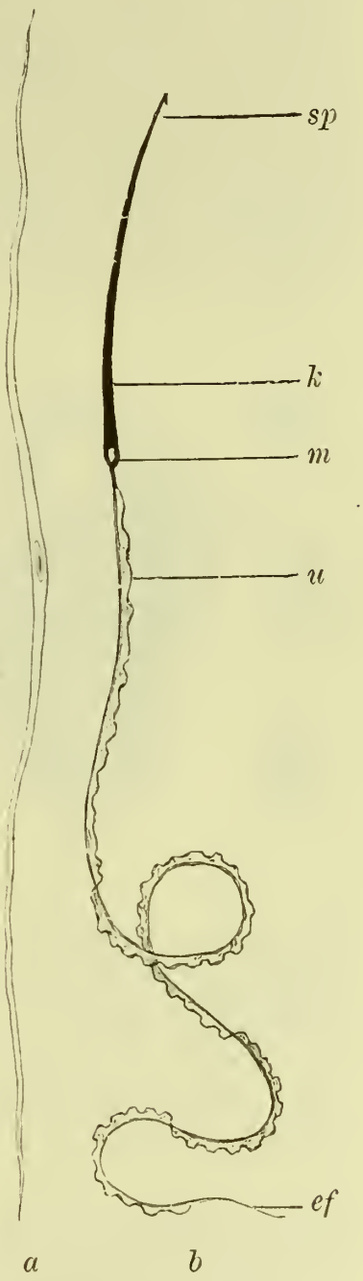
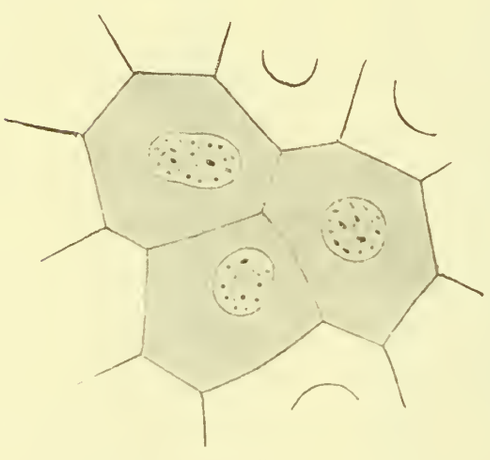


Fig. 22. *a* Glatte Muskelzelle. Nach Schieferdecker. *b* Spermatozoënzelle von Salamandra maculata. Nach Hertwig. *k* Kopf, *sp* Spitze, *m* Mittelstück, *u* undulierendeMembran, *ef* Endfaden.

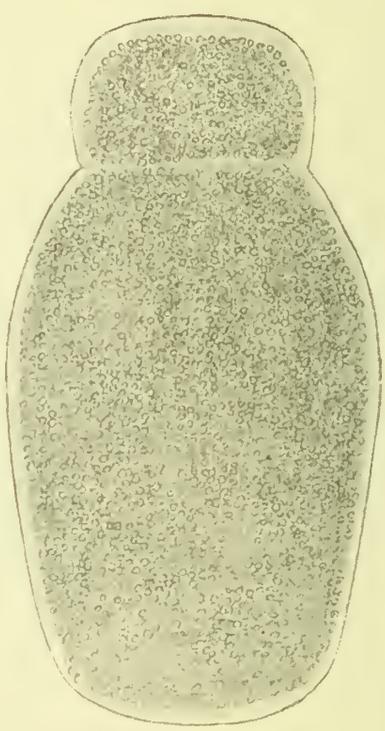
2. Das Protoplasma.

Es ist häufig der Fehler begangen worden, dafs man das Protoplasma als eine chemisch einheitliche Substanz betrachtet hat. Dieser Auffassung liegt ein doppelter Irrtum zu Grunde. Der Begriff Protoplasma, wie ihn die älteren Zellforscher geschaffen haben, ist einerseits gar kein chemischer, sondern ein morphologischer Begriff, und anderseits umfafste er den ganzen Inhalt der Zelle mit Ausnahme des Kerns. Dieser Zellinhalt ist aber weder in chemischem noch in morphologischem Sinne eine einheitliche Substanz, sondern ist ein Gemisch von vielen, teils flüssigen und gelösten, teils festeren und

geformten Bestandteilen, und es mufs immer wieder darauf aufmerksam gemacht werden, dafs eine Einschränkung des Begriffs Protoplasma auf gewisse Bestandteile der Zelle schon deshalb durchaus unstatthaft ist und zu ganz schiefen Konsequenzen führt, weil es nicht möglich ist, den einen oder den anderen Bestandteil als nebensächlich aus dem Begriff auszuscheiden. Der Begriff Protoplasma ist daher unter allen Umständen in dem ursprünglichen Sinne als ein morphologischer Sammelbegriff aufrecht zu erhalten; das Protoplasma ist eine Summe, ein Gemisch der verschiedensten Substanzen. Mag man nach und nach immer mehr die einzelnen Bestandteile, welche das Protoplasma zusammensetzen, morphologisch und chemisch charakterisieren, der Begriff Protoplasma als Sammelbegriff wird dadurch nicht beseitigt werden. Welche verschiedene Bedeutung die ein-



a



b

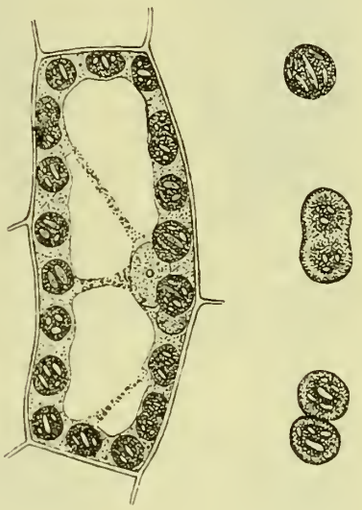
Fig. 23. *a* Epidermiszellen vom Frosch. Die lebendige Substanz erscheint vollkommen hyalin. *b* Clepsidrina blattarum, eine einzellige Gregarine aus dem Darm der Küchenschwabe. Das Protoplasma ist ganz mit Körnchen angefüllt.

zelnen Stoffe für den Lebensprozefs der Zelle haben, ist dagegen eine ganz andere Frage, die den Begriff Protoplasma nicht berührt.

Wenn wir den Inhalt des Protoplasmas untersuchen, so können wir bei oberflächlicher Betrachtung schon zwei Gruppen von Bestandteilen unterscheiden, einerseits verschiedene einzeln abgegrenzte Körper, wie Körner, Tröpfchen u. s. w., und anderseits eine gleichmäfsige, zähflüssige, homogen erscheinende Grundmasse, in der die ersteren ebenso wie der Zellkern eingebettet liegen. Während aber in manchen Zellen die Grundmasse keine oder nur wenige Einlagerungen geformter Körper zeigt, wie z. B. bei vielen Epithelzellen (Fig. 23 *a*), ist in anderen vor lauter körnigen Bestandteilen die homogene Grundmasse kaum zu sehen, wie das bei manchen Pflanzenzellen und besonders ausgeprägt bei gewissen parasitär lebenden einzelligen Organismen, den Gregarinen (Fig. 23 *b*), häufig vorkommt.

a. Die geformten Bestandteile des Protoplasmas.

Fassen wir zuerst die geformten Bestandteile des Protoplasmas ins Auge, so sind es körperliche Elemente der allerverschiedensten Natur, die aber sämtlich spezielle Zellbestandteile sind, also nicht in allen Zellen vorkommen. Wir finden darunter Körper, die für das Leben der betreffenden Zelle, in der sie enthalten sind, die tiefgehendste Bedeutung haben, die gewissen Zellen geradezu ein charakteristisches Gepräge aufdrücken; wir finden aber auch Elemente, die im Lebensprozefs schlechterdings gar keine Rolle spielen, wie z. B. unverdauliche Reste der Nahrung. Wir stofsen ferner auf Nahrungsbestandteile, die noch nicht verändert sind; wir bemerken aber auch Elemente, die aus der Nahrung durch den Lebensprozefs bereits in bestimmter Weise umgewandelt oder sogar neu gebildet worden sind, und schliefslich treffen wir in manchen Zellen ganz konstant selbständige Organismen an, die als Symbionten oder Parasiten in ihnen dauernd leben und unter Umständen eine gewisse Rolle im Lebensprozefs der Zelle spielen können.



a *b*

Fig. 24. *a* Eine Pflanzenzelle mit Chlorophyllkörpern. *b* ein Chlorophyllkörper in Teilung begriffen. Nach Sachs.

Unter den geformten Protoplasmabestandteilen, die eine wichtige Bedeutung im Leben der betreffenden Zelle haben, die daher als Organe der Zelle oder, da wir unter Organ ein aus vielen Zellen zusammengesetztes Gebilde verstehen, besser als „Organoïde“ der Zelle aufgefafst werden können, sind besonders wichtig die Chlorophyllkörper der Pflanzenzellen. Diese kleinen, meist rundlichen, bisweilen auch bandförmigen Körper, welche in der Grundmasse des Protoplasmas eingebettet liegen (Fig. 24), sind es, die der Pflanzenzelle und damit der ganzen Pflanze ihre prachtvolle grüne Farbe geben, denn ihr weicher, aus Eiweis bestehender Körper ist mit einem intensiv grünen Farbstoff durchtränkt. Die Chlorophyllkörper sind ungemein wichtig für die Pflanzenzelle, denn in ihnen läuft ein bedeutsamer Teil des Lebensprozesses ab, der die Pflanzenzelle charakterisiert. Andere Organoïde der Zelle, die in manchen Fällen ebenfalls von grofser Bedeutung für das Zellleben sind, stellen die Flüssigkeitstropfen oder Vakuolen, wie sie gewöhnlich, wenn auch wenig treffend, genannt werden, vor. Unter den Vakuolen lassen sich zwei Arten unterscheiden. Es gibt Flüssigkeitstropfen, die nur gelegentlich einmal im Protoplasma sich an einer Stelle ansammeln, wo gerade eine Wasser anziehende Substanz gelegen ist; es gibt aber auch Vakuolen, die dauernd existieren und häufig in so grofser Menge im Protoplasma vorhanden sind, dafs die Masse des Protoplasmas ganz gegen sie zurücktritt und nur noch dünne Wände für die Vakuolen abgibt, so dafs das Protoplasma förmlich ein schaumiges Aussehen erhält, wie z. B. bei manchen Pflanzenzellen (Fig. 25 *a*, *b*, *c*), und Radiolarien (Fig. 25 *d*). Zu den konstanten Vakuolen, die als Zellenorganoïde dienen, gehören schliefslich die sogenannten kontraktilen oder pulsierenden Vakuolen, Flüssigkeitstropfen, die meist rhythmisch im Protoplasma verschwinden

und wieder an derselben Stelle entstehen, indem die Flüssigkeit sich rhythmisch mit dem Protoplasma mischt und wieder sammelt. Viele

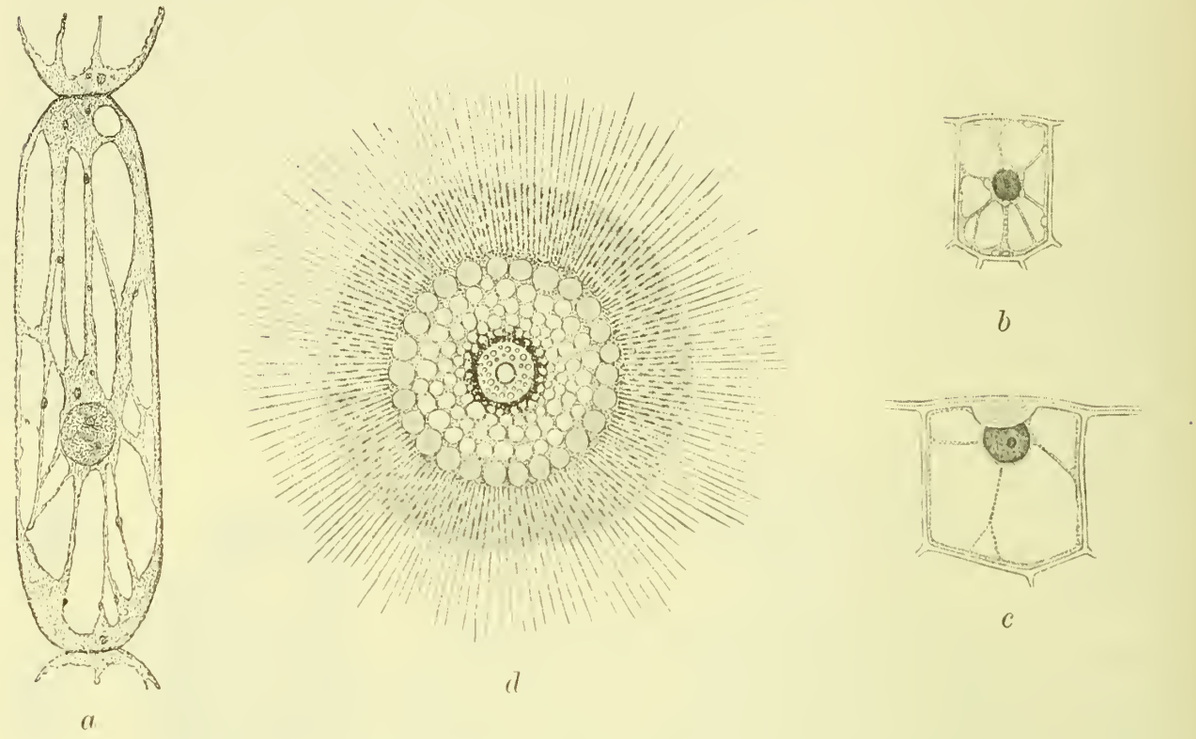


Fig. 25. *a* Pflanzenzelle aus einem Staubfadenhaar von Tradescantia. Nach Strasburger. *b* und *c* Pflanzenzelle mit grofsen Vakuolen. Nach Haberlandt. *d* Thalassicolla nucleata, eine Radiolarienzelle.

dieser pulsierenden Vakuolen haben noch besondere Abzugskanäle und eine dauernd bestehende Wandschicht, wie das z. B. bei vielen einzelligen freilebenden Organismen, besonders den Wimperinfusorien, der Fall ist (Fig. 26).

Neben solchen dauernd bestehenden Formelementen des Protoplasmas trifft man nun in vielen Zellen geformte Bestandteile, die nur vorübergehend als solche vorhanden sind. Hierhin gehören vor allem die Nahrungskörper, welche in Zellen zu finden sind, die sich durch Aufnahme geformter Nahrungsbestandteile ernähren. Einzellige, nackte Organismen, wie Amöben, weifse Blutzellen, Infusorienzellen und andere, zeigen in ihrem Körperinhalt nicht selten kleine Algen, Bakterien, Infusorien, die sie von aufsen her aufgenommen haben (Fig. 27 *I*), und die zuweilen kaum von anderen geformten Bestandteilen des Protoplasmas zu unterscheiden sind. Diese Nahrungsorganismen werden allmählich verdaut und verschwinden dann als geformte Protoplasmabestandteile.

Dafür treten als Produkte der Verdauung, sowohl bei Zellen, die geformte, als auch bei Zellen, die nur flüssige Nahrung aufnehmen, häufig wieder bestimmte, meist rundliche Körnchen im Zellkörper auf, Körnchen der allerverschiedensten Natur (Fig. 7, Fig 23*b*). die Altmann zum Teil unter dem Namen Granula zusammengefafst hat, und die er, wie wir bereits oben sahen, für die Elementarorganismen, die letzten lebendigen Elemente der Zelle, hält. Der gröfste Teil dieser Stoffwechselprodukte der lebendigen Substanz, die in Form von Granulis den Protoplasmakörper zusammensetzen helfen, ist seiner chemischen Natur und seiner Bedeutung nach noch

nicht bekannt. Dagegen sind andere sehr genau charakterisiert und leicht zu erkennen, wie z. B. die konzentrisch geschichteten Stärkekörnchen in den Pflanzenzellen (Fig. 27 *II* und *III*), die Fetttröpfchen in den Zellen der Milchdrüsen, die Glykogenkörnchen

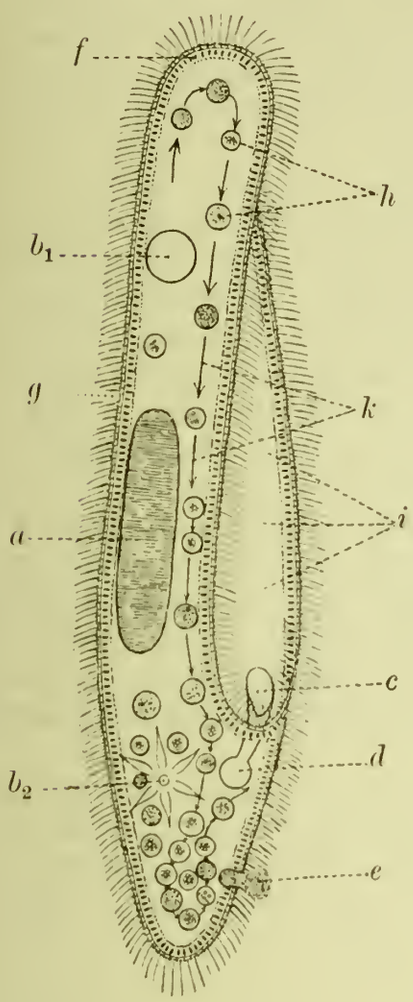


Fig. 26.

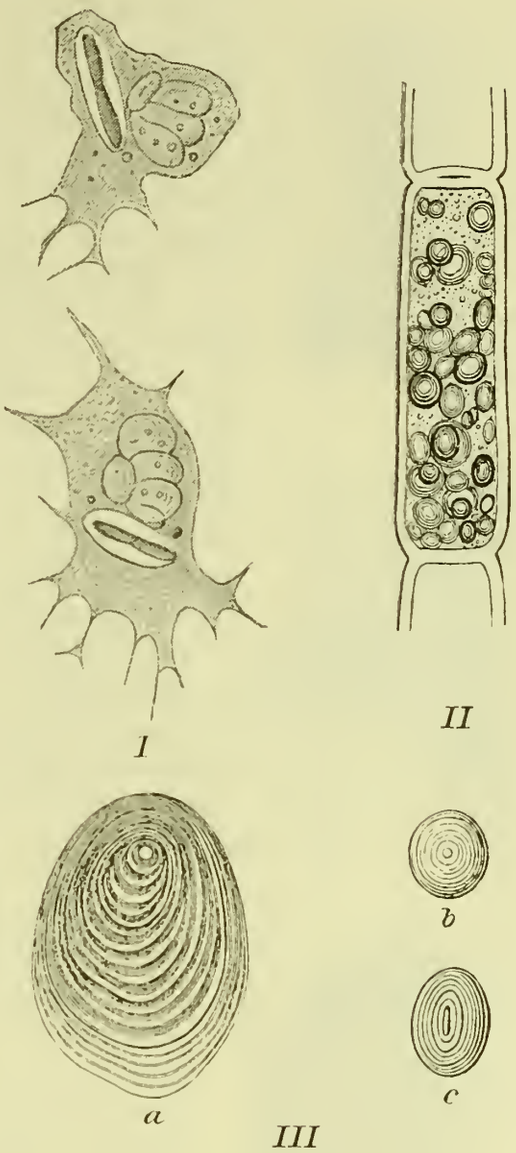


Fig. 27.

Fig. 26. Paramaecium aurelia, eine Wimperinfusorienzelle. b_1 und b_2 die beiden alternierend pulsierenden Vakuolen, von denen b_1 gerade im Stadium der Diastole, b_2 im Stadium der Systole sich befindet. Bei b_2 sind die radiären Kanäle deutlich zu sehen. Die übrigen Buchstaben bezeichnen: *a* den Zellkern (Makronukleus), *c* den Zellmund, *d* den Zellpharynx, *e* den Zellafter, *f* die Trichocysten, *g* die Basalkörperchen der Wimpern, *h* Nahrungsballen, die mit dem Protoplasma in der Richtung der Pfeile *k* zirkulieren, und *i* das Peristomfeld. Nach einer Zeichnung von A. Pütter.

Fig. 27. *I* Leukocyten oder weifse Blutzellen vom Frosch, die ein Bakterium enthalten. Nach Metschnikoff. *II* Pflanzenzelle mit Stärkekörnern. *III* Stärkekörner isoliert. *a* von der Kartoffel, *b* vom Mais, *c* von der Erbse.

in den Leberzellen, die Pigmentkörnchen in den Pigmentzellen der Haut vieler gefärbter Tiere (Fig. 18 *d*), die aus Eiweifs bestehenden Aleuronkörner in den Zellen keimender Pflanzensamen, die Kristalle von Kalkoxalat in Pflanzenzellen, von Guaninkalk in Pigmentzellen und viele andere, deren spezielle Aufzählung zu weit führen würde.

Eine vierte Gruppe von geformten Elementen finden wir im Inhalt mancher Zellen, Elemente, die am Lebensprozefs der Zelle überhaupt nicht oder nicht mehr beteiligt sind. Das sind die gelegentlich aufgenommenen unverdaulichen Körper, wie Sandkörnchen (Fig. 28), die man in manchen Amöben trifft, ferner die unverdaulichen Reste der Nahrungsstoffe, wie Schalen, Skelette, Hülsen von Nahrungsorganismen und endlich die Exkretstoffe, welche als unbrauchbare Nebenprodukte oder als Endprodukte des Stoffwechsels noch eine Zeitlang im Zellkörper verharren, um nach und nach ausgeschieden zu werden.

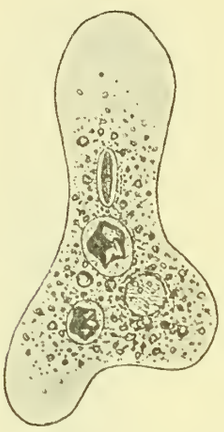


Fig. 28. Amöbenzelle, die eine Diatomeenschale u. zwei Sandkörnchen in ihrem Protoplasma enthält.

Schliefslich sind unter den geformten Elementen des Protoplasmas in gewissen Zellen, besonders im Wasser lebender Tiere, nicht selten symbiotische oder parasitäre einzellige Organismen, die zwar genau genommen nicht zum Protoplasma der betreffenden Zelle gehören, die aber in einzelnen Fällen eine wichtige Rolle im Leben ihres Wirtes spielen. Solche symbiotische Organismen sind vor allem manche Algen, die Zooxanthellen und Zoochlorellen, über deren Natur als selbständige Organismen lange Zeit gestritten worden ist. Sie finden sich zahlreich in den Zellen niederer Tiere und besonders vieler Infusorien und Radiolarien, denen sie durch die Tätigkeit ihrer Chlorophyllkörper den Sauerstoff liefern, so dafs ihre Wirte in ihrer Atmung in hohem Grade unabhängig von dem Sauerstoffgehalt des Mediums werden, in dem sie leben (Fig. 29).

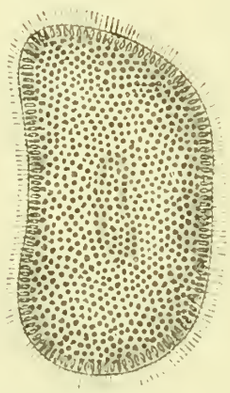


Fig. 29. Paramaecium bursaria, eine Wimperinfusorienzelle, deren Exoplasma mit kleinen parasitären Algenzellen (Zoochlorellen) erfüllt ist.

Wir wollen hier nicht in ermüdender Aufzählung jedes einzelne geformte Element anführen, dafs in dieser oder jener Zelle anzutreffen ist. Eine solche Liste würde viele Druckseiten füllen müssen. Es kommt uns hier nur darauf an, zu sehen, wie verschiedener Natur die geformten Bestandteile des Protoplasmas sind, die in einzelnen Zellen auftreten können, und wie unberechtigt es daher ist, das Protoplasma als eine einheitliche Substanz aufzufassen. Verlassen wir also die Reihe der geformten Protoplasmaelemente, und wenden wir uns zur Betrachtung der homogenen Grundsubstanz.

b. Die Grundsubstanz des Protoplasmas.

Wie bereits bemerkt, erscheint die Grundsubstanz des Protoplasmas, in der die Granula etc. eingebettet sind, bei oberflächlicher Betrachtung vollständig homogen. Man kann das am besten an solchen Zellen sehen, die in ihrer Grundsubstanz nur wenig geformte Bestandteile eingelagert enthalten, besonders bei vielen Amöben, jenen freilebenden, am Boden stehender Gewässer umherkriechenden Zellen, deren nackte, fortwährend ihre Form wechselnde Protoplasmakörper die niedrigsten und einfachsten Organismen vorstellen, die überhaupt unsere Erdoberfläche bewohnen. Diese inter-

essanten Elementarorganismen bilden in der Regel völlig granulafreie Vorwölbungen oder Pseudopodien (Scheinfüfse) an ihrer Oberfläche von breiter, finger- oder lappenförmiger Gestalt, die vollkommen hyalin und strukturlos erscheinen (Fig. 17 pag. 81 und Fig. 30). In der Tat ist wohl auch bei den Amöben das hyaline Protoplasma nicht selten vollkommen strukturlos. Wenigstens haben alle bisherigen Untersuchungen, die mit den besten mikroskopischen Untersuchungsmitteln vorgenommen worden sind, keinerlei Srtuktur erkennen lassen.

Aber die wirkliche Homogenität der Grundsubstanz des Protoplasmas ist jedenfalls nicht die Regel, vielmehr zeigt sich bei Anwendung starker Vergröfserungen, dafs die überwiegende Mehrzahl aller Zellen in ihrer scheinbar homogenen Grundmasse in Wirklichkeit eine äufserst feine und charakteristische Struktur besitzt.

Schon 1844 hatte Remak[1]) beobachtet, dafs nicht nur die Nervenfäden, sondern auch die Ganglienzellen des Zentralnervensystems eine sehr feine faserige oder fibrilläre Struktur besitzen, eine Beobachtung, die von einer grofsen Reihe von Forschern, besonders von Max Schultze[2]), und in neuerer Zeit von Apáthy[3]) und Bethe[4]) bestätigt und erweitert wurde. Später fand man auch in einzelnen anderen Zellen, in Drüsenzellen, Epithelzellen, Muskelzellen etc., eine streifige Struktur des Protoplasmas, und so bildete sich bei einzelnen Forschern die Vorstellung heraus, dafs eine fibrilläre Struktur des Protoplasmas weit verbreitet wäre, eine Ansicht, die noch heute besonders von Flemming, Ballowitz und Camillo Schneider vertreten wird.

Fig. 30. Amöbenzelle mit vollkommen hyalinem und homogenem Pseudopodien-Protoplasma. Neben dem Kern liegt im Endoplasma eine blasse, kontraktile Vakuole (Flüssigkeitstropfen).

Indessen, schon früh erfuhr diese Lehre vom fibrillären Bau des Protoplasmas eine Modifizierung. Frommann besonders hat seit 1867 in einer langen Reihe von Arbeiten zu zeigen gesucht, dafs die feinere Struktur des Protoplasmas aller Zellen nicht eigentlich eine fibrilläre, sondern eine netzförmige sei, eine Ansicht, die fast gleichzeitig auch von Heitzmann aufgestellt wurde und bald eine weitere Verbreitung fand. Nach dieser Vorstellung soll das Protoplasma ein Netzwerk oder besser ein Maschenwerk bilden, dessen Knotenpunkte uns als einzelne Körnchen erscheinen. Das ganze Maschenwerk der Zelle ist nach aufsen offen, und zwischen seinen Fäden befindet sich eine Flüssigkeit, die aber von der Flüssigkeit des Mediums, in dem die Zelle lebt, also vom Wasser oder den Körpersäften etc., verschieden ist. Es ist schwer, sich eine Vorstellung davon zu machen, wie es die Anhänger der Lehre von der Netzstruktur des Protoplasmas für möglich halten, dafs sich die innere Zellflüssigkeit bei membranlosen

---

[1]) H. Remak: „Neurologische Erläuterungen.“ In Arch. f. Anat. u. Physiologie 1844.

[2]) M. Schultze: „Allgemeines über die Strukturelemente des Nervensystems.“ In Strickers Handbuch der Gewebelehre 1871.

[3]) Apáthy: „Das leitende Element des Nervensystems und seine topographischen Beziehungen zu den Zellen.“ In Mitteil. der zool. Station zu Neapel Bd. XII, 1897. (Hier eine Zusammenfassung seiner früheren Arbeiten mit vielen Tafen.)

[4]) Bethe: „Über die Primitivfibrillen in den Ganglienzellen von Menschen und anderen Wirbeltieren.“ In Morphol. Arbeiten von Schwalbe Bd. VIII, 1898.

Zellen, wie es die Leukocyten des Blutes und die Amöben sind, an denen gerade die Netzstruktur von Heitzmann sehr eingehend geschildert worden war, trotz ihres grofsen Wassergehalts nicht fortwährend mit dem umgebenden Medium mischt. Versuche, membranlose lebendige Protoplasmamassen mit bestimmten Farbstofflösungen zu färben, zeigen jedenfalls deutlich, dafs die Färbeflüssigkeit nicht in das lebendige Protoplasma eindringt. Diese und ähnliche Schwierigkeiten, welche sich aus der Auffassung des Protoplasmas als eines nach allen Seiten hin offenen Maschenwerks ergeben, haben denn auch viele Forscher zu einer sehr ablehnenden Haltung gegenüber der Lehre von der Netzstruktur des Protoplasmas veranlafst, obwohl von verschiedenen Seiten das netzförmige Aussehen des Protoplasmas vieler Zellen bestätigt wurde.

Erst die ausgezeichneten Untersuchungen, mit denen Bütschli[1]) seit mehreren Jahren unausgesetzt die wissenschaftliche Welt überrascht hat, haben uns vollständige Klarheit über die wirkliche Beschaffenheit der so vielfach beobachteten Protoplasmastrukturen gegeben. Betrachtet man das Protoplasma einer Zelle, die so viele Vakuolen oder Flüssigkeitstropfen einschliefst, dafs ihr Inhalt ein schaumiges Ansehen besitzt, mit stärkeren Vergröfserungen unter dem Mikroskop, so erhält man nicht das Bild vieler dichtgedrängter Vakuolen oder Blasen, sondern das Bild eines Netzwerkes, dessen Fäden die Querschnitte der dünnen Vakuolenwände bilden. Es liegt das daran, dafs man mit starken Vergröfserungen immer nur Flächen, nie Körper sehen kann. Das Mikroskop zeigt von Körpern immer nur optische Querschnitte. Der optische Querschnitt durch einen Schaum aber stellt ein Netzwerk vor. So kommt es, dafs stark vakuolisiertes Protoplasma bei stärkeren Vergröfserungen als Netzwerk erscheint. Diese Tatsache führte Bütschli zu der Überzeugung, dafs auch das feinere netzförmige Aussehen des bei schwacher Vergröfserung homogen erscheinenden Protoplasmas, wie es bei so vielen Zellen bereits beobachtet worden war, nur der optische Ausdruck einer äufserst feinblasigen Schaumstruktur sei. Um diese Frage zu entscheiden, versuchte Bütschli, mikroskopische Schäume künstlich herzustellen von gleicher Feinheit wie die fraglichen Protoplasmastrukturen, und das gelang ihm in der wünschenswertesten Weise. Bütschli benutzte zu diesen Versuchen Öl, das mit Pottasche oder Rohrzucker sehr fein verrieben worden war. Kleine Tröpfchen von diesem Ölbrei, auf einer Glasplatte in einen Wassertropfen gesetzt, mit einem Deckgläschen bedeckt und unter dem Mikroskop beobachtet, nahmen alsbald eine äufserst feinschaumige Struktur an, indem die Pottaschen- oder Rohrzuckerteilchen, die fein in dem Öltröpfchen verteilt waren, durch das Öl hindurch auf dem Wege der Diffusion Wasserteilchen von aufsen her anzogen, so dafs sich sehr feine Wassertröpfchen um sie herum dicht gedrängt im Öltropfen ansammelten und diesen in einen überaus feinen Ölschaum verwandelten. Die auf diese Weise gewonnenen Ölschäume zeigten nun eine so auffallende Übereinstimmung mit der Struktur des Protoplasmas, dafs sie kaum davon zu unterscheiden waren. Die umstehenden Figuren 31*a* und *b*, welche von Bütschli entlehnt sind, lassen die völlige Identität in der Struktur

[1]) O. Bütschli: „Untersuchungen über mikroskopische Schäume und das Protoplasma.“ Leipzig 1892. Hier findet sich auch die genannte einschlägige Literatur.

beider Objekte auf den ersten Blick erkennen. Nach den sehr sorgfältigen und umfassenden Untersuchungen, die Bütschli in seinem grofsen Werke veröffentlicht hat, kann es jetzt keinem Zweifel mehr unterliegen, dafs die in Frage stehenden feinen Strukturen des Protoplasmas in Wirklichkeit Schaumstrukturen sind, die darauf beruhen, dafs in einer gleichartigen Grundmasse eine ungeheure Menge äufserst feiner, fast an der Grenze der mikroskopischen Wahrnehmbarkeit liegender Vakuolen eingebettet sind, die so dicht aneinander liegen, dafs ihre Wände nur verhältnismäfsig dünne Lamellen bilden. Bütschli hat ferner diese Schaumstruktur des Portoplasmas

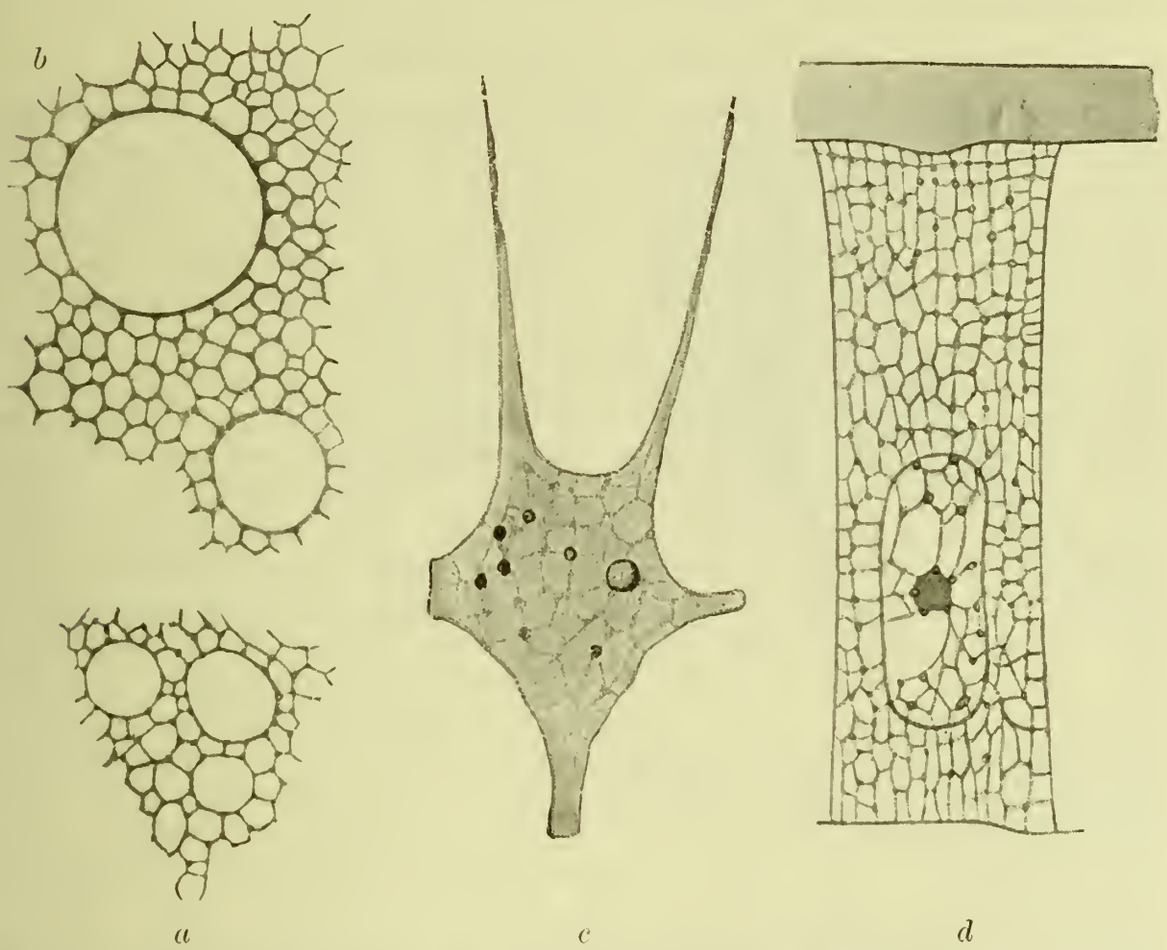


Fig. 31. *a* Schaumstruktur im intrakapsulären Protoplasma von Thalassicolla nucleata. *b* Schaum aus Olivenöl und Rohrzucker. *c* Protoplasmastruktur auf einer Pseudopodienausbreitung einer Foraminiferenzelle (Miliola). *d* Protoplasmastruktur einer Epidermiszelle des Regenwurms. Nach Bütschli.

bei einer so grofsen Zahl der verschiedensten Zellformen (Fig. 31 *a*, *c*, *d*) nachgewiesen, dafs ihre weite Verbreitung jetzt nicht mehr bestritten werden kann.

Nach allen diesen Untersuchungen der neuesten Zeit können wir uns jetzt folgendes Bild von dem feineren morphologischen Bau des Protoplasmas machen. Das Protoplasma besteht aus einer in manchen Fällen anscheinend vollständig homogenen, in vielen Fällen aber sehr fein schaumartig oder wabenartig strukturierten Grundmasse, in der eine mehr oder weniger grofse Menge der verschiedenartigsten geformten Elemente oder Granula eingeschlossen liegt.

Bei dem schaumartigen Protoplasma liegen die Granula immer in den Ecken und Kanten, wo die Schaumvakuolen zusammenstofsen, niemals in der Flüssigkeit der Schaumwaben selbst. Schliefslich enthält das Protoplasma in seiner Grundmasse in einzelnen Fällen fibrilläre und grob retikuläre Differenzierungen.

Von der Auffassung Altmanns, der die Granula allein für die Elementarteile des Protoplasmas, die Zwischensubstanz zwischen den Granulis aber für nicht lebendig hält, haben wir bereits oben[1]) gesprochen. Ihre Unhaltbarkeit tritt nach den Bütschlischen Untersuchungen nur um so augenfälliger hervor.

3. Der Zellkern oder Nukleus.

Der Zellkern ist in neuerer Zeit ein Lieblingsobjekt morphologischer Untersuchungen geworden, und es hat sich hier eine psychologische Erscheinung bemerkbar gemacht, die sich in der Geschichte des menschlichen Geistes immer und immer wiederholt, seitdem der Mensch überhaupt über die Dinge nachzudenken angefangen hat, das ist die Übertreibung. Die älteren Protoplasmaforscher, besonders Max Schultze, hatten sich überzeugt, dafs das Protoplasma wichtige Lebenserscheinungen zeigt, und alsbald hatte sich durch übertriebene Verallgemeinerung die Ansicht herausgebildet, dafs das Protoplasma der alleinige Träger aller Lebenserscheinungen sei, während der Zellkern eine nebensächliche Bedeutung haben sollte. Seitdem hat man bei gewissen Lebenserscheinungen gerade eine hervorragende Beteiligung des Zellkerns erkannt. Eine Reihe von Forschern hat gezeigt, dafs der Zellkern bei der Fortpflanzung, Befruchtung, Sekretion etc. eine sehr wichtige Rolle spielt, und sofort ist die ursprüngliche Meinung von der Alleinherrschaft des Protoplasmas in übertriebener Reaktion in das Gegenteil, in die Vorstellung von der Alleinherrschaft des Kerns, umgeschlagen. Wie wir in einem späteren Abschnitt sehen werden, liegt hier, wie so oft, die Wahrheit in der Mitte. Aber jede Reaktion ist übertrieben. Wie ein Pendel gehen die Meinungen zuerst nach beiden Extremen über den Ruhepunkt hinaus, und erst nach einiger Zeit wird die richtige Mitte dauernd eingehalten. Immerhin haben wir es diesen Untersuchungen über den Zellkern zu verdanken, dafs sich unsere Kenntnis desselben bedeutend erweitert hat[2]).

a. Die Gestalt des Zellkerns.

Was zunächst die Gestalt des Zellkerns betrifft, so ist dieselbe in verschiedenen Zellen sehr verschieden.

Die Bildung des Zellkernbegriffs ging aus von solchen Zellformen, bei denen inmitten einer umgrenzten Protoplasmamasse ein einziger, mehr oder weniger rundlicher Kern gelegen ist, der sich hinsichtlich seines Lichtbrechungsvermögens und seiner Konsistenz wesentlich von dem ihn umgebenden Zellprotoplasma unterscheidet. Später fand man,

[1]) Vergl. pag. 67 und ff.

[2]) Kürzlich hat A. Zimmermann die Ergebnisse der Forschungen über den Zellkern besonders der Pflanzenzellen übersichtlich zusammengefafst in seinem Buche: „Die Morphologie und Physiologie des pflanzlichen Zellkerns. Eine kritische Litteraturstudie.“ Jena 1896.

dafs er auch durch sein charakteristisches Verhalten gewissen Reagentien, besonders Farbstoffen, gegenüber in scharfem Gegensatz zum Protoplasma der Zelle steht. Diese Art des Auftretens der Kernmasse in der Zelle ist denn auch die verbreitetste in der ganzen Organismenwelt. Ein grofser Teil der freilebenden und die meisten gewebebildenden Zellen im Tier- und Pflanzenreich zeigen diesen Typus. Dabei ist das Verhältnis des Volumens des Kerns zu dem des Zellprotoplasmas ein sehr verschiedenes. Es finden sich Zellen, in denen ein verhältnismäfsig kleiner Kern von einer grofsen Menge von Protoplasma umgeben ist, wie z. B. bei manchen Foraminiferen, während in anderen Zellen die Menge des Zellprotoplasmas gegen die der Kernmasse äufserst gering ist, wie bei den meisten Spermatozoën.

Von dem Typus des mehr oder weniger rundlichen, in der Einzahl vorhandenen Zellkerns finden sich Abweichungen nach den verschiedensten Richtungen hin. Zunächst in Bezug auf die Zahl der Kerne. Wie wir bereits oben sahen, gibt es Organismen, die aus einer einheitlichen Protoplasmamasse bestehen, in der eine grofse Menge von Zellkernen eingebettet liegt, wie das bei den mehrkernigen Zellen und Syncytien der Fall ist. Dabei kann die Zahl der Kerne so grofs und ihre Gröfse so verschwindend klein sein, dafs wie es Gruber[1]) bei gewissen Rhizopoden aus dem Hafen von Genua, speziell bei Pelomyxa pallida, beobachtet hat, die Zellkerne wie ein feiner Staub durch das ganze Protoplasma zerstreut liegen (Fig. 32). Bei solcher Verteilung der Kernmasse, wie sie bei den vielkernigen Formen auftritt, ist die Oberfläche der Kernmasse natürlich erheblich gröfser als bei der Anordnung derselben Menge zu einem einzigen grofsen Kern, ein Umstand, der in physiologischer Hinsicht besonders wichtig ist.

Fig. 32. Pelomyxa pallida, eine Rhizopodenzelle aus dem Hafen von Genua mit fein verteilter Kernsubstanz im Protoplasma. Nach Gruber.

Dasselbe Prinzip der Oberflächenvergröfserung kommt aber auch zur Geltung durch Formdifferenzierung des in der Einzahl vorhandenen Kernes. Von der typischen rundlichen Form kommen die mannigfachsten und weitgehendsten Abweichungen vor. Wurstförmige, bandförmige (Fig. 33 *a*), rosenkranzförmige (Fig. 33 *b*) Kerne sind namentlich unter den ciliaten Infusorien sehr verbreitet. Noch weiter gehend, führt das Prinzip der Oberflächenvergröfserung zu den sternförmigen und verzweigten Kernen, wie sie z. B. in gewissen Zellen des Insektenkörpers gefunden werden, und wie sie in den geweihförmig verästelten Kernformen der Spinndrüsenzellen vieler Raupen ihre höchste Ausbildung erreichen (Fig. 33 *c*). Als bemerkenswert erscheint

[1]) Gruber: „Über einige Rhizopoden aus dem Genueser Hafen.“ In Bericht d. naturforsch. Ges. zu Freiburg i. B. Bd. IV. 1888.

es, dafs es gerade die Kerne von sezernierenden, also durch lebhafte Tätigkeit charakterisierten Zellen sind, welche besonders das Prinzip der Oberflächenvergrößerung durch Verzweigung zum Ausdruck bringen.

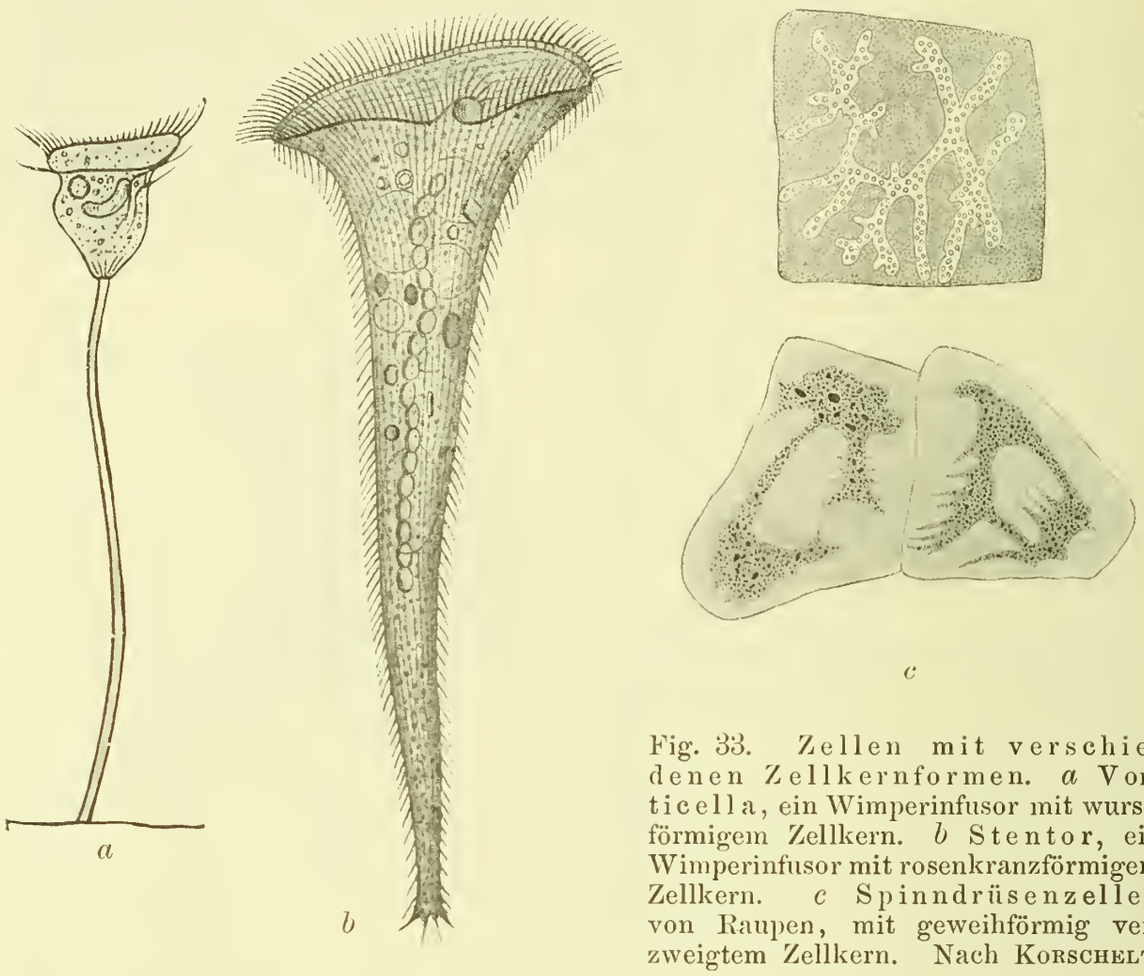


Fig. 33. Zellen mit verschiedenen Zellkernformen. *a* Vorticella, ein Wimperinfusor mit wurstförmigem Zellkern. *b* Stentor, ein Wimperinfusor mit rosenkranzförmigem Zellkern. *c* Spinndrüsenzellen von Raupen, mit geweihförmig verzweigtem Zellkern. Nach Korschelt.

b. Die Substanz des Zellkerns.

Bezüglich der substantiellen Beschaffenheit des Zellkerns gilt genau dasselbe wie für das Protoplasma. Der Zellkern ist ebensowenig wie das Protoplasma eine einheitliche Substanz. Er ist ein morphologisches Gebilde, ein Organoïd der Zelle, das aus mehreren verschiedenen Bestandteilen sich aufbaut, aus Bestandteilen, die sich mikroskopisch in manchen Fällen mehr, in anderen Fällen weniger deutlich voneinander unterscheiden lassen, die auch nicht immer sämtlich in allen Zellen vertreten sind. Bei der ungeheuren Kleinheit der Objekte ist es vielfach nicht leicht, die einzelnen Bestandteile scharf zu charakterisieren. Infolgedessen ist die Indentität mancher Kernbestandteile einer Zellform mit denen einer anderen Zellform nicht immer über allen Zweifel erhaben, und es bedarf noch ausgedehnter Untersuchungen, bis wir zur völligen Klarheit darüber gelangen, welche Kernbestandteile der einen Zelle den oder jenen Bestandteilen einer anderen genau entsprechen. Immerhin kann man eine Reihe von Kernbestandteilen, die, wie es scheint, eine sehr weite Verbreitung haben, schon jetzt ziemlich gut charakterisieren. Am meisten konstant in den Kernen der verschiedensten Zellen sind folgende Kernsubstanzen zu finden:

1. Der Kernsaft stellt die flüssige Grundsubstanz vor, in der die übrigen geformten Kernbestandteile enthalten sind (Fig. 34).

2. Die achromatische Kernsubstanz bildet in dieser Grundsubstanz ein Gerüstwerk aus feinen Strängen, welche dadurch charakterisiert sind, dafs sie sich ebensowenig wie der Kernsaft, in dem sie aufgehängt sind, durch die typischen Kernfärbemittel, wie Karminfarbstoffe, Hämatoxylin etc., färben lassen.

3. Die chromatische Kernsubstanz unterscheidet sich von der achromatischen gerade durch ihre Färbbarkeit mit diesen Färbemitteln. Sie ist in der Regel in der Form von kleinen Körnchen und Bröckchen in den Strängen der achromatischen Substanz enthalten und auf ihrer Färbbarkeit beruht zum gröfsten Teil unsere Kenntnis vom feineren Bau des Zellkerns.

4. Das Kernkörperchen (Nukleolus) ist ein homogenes Körnchen, das nur selten in der Mehrzahl im Kern vorhanden ist, und besteht aus einer stark lichtbrechenden Substanz, die mit der chromatischen Substanz nahe verwandt zu sein scheint. Da sich die Substanz der Nukleolen mit den Kernfarbstoffen in der Regel ebenso färbt wie die chromatische Substanz, so ist das Kernkörperchen von manchen Forschern nur als eine besondere Ansammlung von chromatischer Substanz betrachtet worden, eine Ansicht, die sich indessen im Hinblick auf das abweichende Verhalten beider Substanzen gewissen chemischen Reagentien gegenüber nicht aufrechterhalten läfst.

Fig. 34. Verschiedene Zellkerne aus Samenmutterzellen vom Pferdespulwurm. Nach Hertwig.

Alle diese Substanzen, zu denen sich bei weiter fortschreitender Kenntnis des Zellkerns vielleicht noch andere gesellen werden, sind in den verschiedenen Zellen in sehr wechselnder Menge enthalten. Während manche Zellen die eine oder die andere Substanz in gröfserer Menge in ihrem Zellkern enthalten, tritt dieselbe Substanz in anderen Zellen ganz in den Hintergrund, ja, es scheint sogar, als ob einzelne Substanzen in manchen Zellkernen vollständig fehlen könnten. Umschlossen und vom Protoplasma abgegrenzt sind die Kernsubstanzen in vielen Fällen durch eine besondere Kernmembran, die aber ebensowenig wie die Zellmembran für die Zelle ein allgemeiner Bestandteil des Kerns ist.

Zacharias[1]) und Frank Schwarz[2]) haben vor einiger Zeit die herkömmlichen Namen für die einzelnen Substanzen durch andere Namen zu ersetzen gesucht. So ist die chromatische Substanz als Nukleïn, die achromatische als Linin, dio Nukleolarsubstanz als Paranukleïn oder Pyrenin, der Kernsaft als Paralinin und die Substanz der Kernmembran als Amphipyrenin bezeichnet worden. Es empfiehlt sich indessen durchaus nicht, diese Namen einzubürgern, denn sie führen so leicht zu Verwechslungen mit chemischen Begriffen, dafs der Irrtum entstehen könnte, als handle es sich hier um die chemische

[1]) Zacharias: In Botan. Zeitung 1881, 1882, 1883, 1885 u. 1887.

[2]) F. Schwarz: „Die morphologische und chemische Zusammensetzung des Protoplasmas.“ Breslau 1887.

Charakterisierung der betreffenden Kernelemente, und doch sind die Begriffe der Kernsubstanzen zunächst nur rein morphologische. Wollten wir aber den Begriff Nukleïn wirklich in chemischem Sinne anwenden, dann würden wir die chromatische Kernsubstanz dadurch zu den übrigen Kernsubstanzen in einen chemischen Gegensatz bringen, der in Wirklichkeit nicht in dieser Weise existiert, denn die Mehrzahl der übrigen Kernsubstanzen gehört chemisch ebenfalls zu den sogenannten Nukleïnen und stellt nur verschiedene Arten derselben vor. Daher ist es zweckentsprechender, die morphologischen Kernbestandteile mit den ursprünglichen, oben verwendeten Namen zu belegen und sie nicht mit chemischen Stoffen begrifflich zu vermischen.

Von Interesse aber ist noch eine Erscheinung bezüglich der Differenzierung der einzelnen Kernsubstanzen. Das ist die Tatsache, dafs von den Substanzen, die sich in den meisten Zellen innerhalb des Zellkerns zusammen vorfinden, sich in manchen Zellen auch einzelne zu räumlich im Zellprotoplasma getrennten Massen differenziert haben, so dafs zweierlei ganz verschiedene Kernformen in derselben Zelle nebeneinander vorkommen. Dieser Zustand ist fast durchgehends bei den ciliaten Infusorien verwirklicht, die neben einem grofsen Kern, dem „Makronukleus“, der hauptsächlich aus chromatischer Substanz gebildet wird, noch einen oder mehrere, oft eine gröfsere Anzahl sogenannter Nebenkerne oder „Mikronukleï“ besitzen, die vorwiegend aus achromatischer Substanz bestehen. Die Forderung, die zweierlei Elemente in der Infusorienzelle wirklich als zwei verschiedene Kernsubstanzen aufzufassen, ist in den Erscheinungen begründet, welche nach den ausgezeichneten Untersuchungen von R. Hertwig[1]) bei der Konjugation zweier Infusorien auftreten. Hier zerfällt der Hauptkern völlig im Protoplasma, und seine neue Anlage differenziert sich nach der Konjugation aus der Substanz der Nebenkerne. Während bei den ciliaten Infusorien der Zustand mit zwei differenten Kernformen im ganzen Leben der dauernde bleibt, wurde bei der Rhizopodenfamilie der Difflugien festgestellt, dafs eine räumliche Differenzierung von zweierlei Kernen nur während der Konjugationsperiode auftritt, um nachher wieder dem einkernigen Zustande Platz zu machen[2]).

c. Die Struktur des Zellkerns.

Werfen wir schliefslich noch einen flüchtigen Blick auf die Struktur des Kerns, so haben wir bereits gesehen, dafs die achromatische Substanz in der Grundmasse des Kernsaftes ein Gerüstwerk bildet, in dessen Strängen und Knotenpunkten die chromatische Substanz und die Kernkörperchen eingebettet liegen in ganz derselben Weise wie die geformten Elemente, die Granula etc. in den Wabenwänden des Protoplasmas. Ja, die Ähnlichkeit des Verhältnisses geht sogar, wie Bütschli gezeigt hat, in einzelnen Fällen so weit, dafs die achromatische Substanz genau dieselbe Wabenstruktur im Zellkern zeigt, wie sie die Grundmasse des Protoplasmas als Regel besitzt (Fig. 35). In anderen Fällen erscheint im Kernsaft eine

[1]) R. Hertwig: „Über die Konjugation der Infusorien.“ In Abhandl. der Kön. bayr. Akad. München 1889.

[2]) M. Verworn: „Biologische Protistenstudien“ II. In Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. L, 1890.

äufserst feine Granulierung. So hat z. B. Korschelt[1]) gefunden, dafs die Zellkerne von Spinndrüsenzellen der Raupen ganz von gleichmäfsig feinen Körnchen (Mikrosomen) erfüllt sind, zwischen denen die chromatische Substanz in Form von dickeren Brocken (Makrosomen) eingelagert erscheint (Fig. 36).

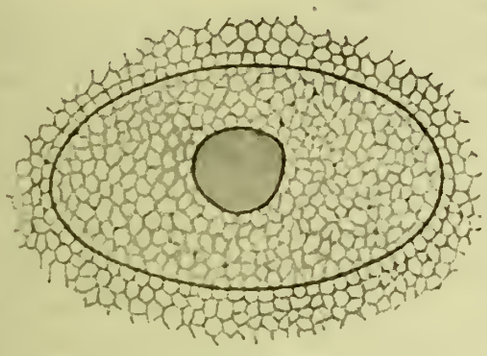


Fig. 35. Wabenstruktur im Zellkern einer Ganglienzelle. Nach Bütschli.

Fig. 36. Zwei Zellkerne aus den Spinndrüsenzellen von Pieris brassicae. Die Grundsubstanz der Kerne zeigt eine feinkörnige Struktur (Mikrosomen). In ihr liegen die Chromatinkörperchen (Makrosomen) eingelagert. Nach Korschelt.

Alle diese Strukturen sind aber nur charakteristisch für den sogenannten Ruhezustand der Zelle. Sobald die Zelle sich anschickt, sich durch Teilung zu vermehren, treten ganz eigentümliche und sehr komplizierte Veränderungen in der Struktur der Kernsubstanzen ein, auf die wir erst später in einem anderen Kapitel näher eingehen wollen.

C. Die physikalischen Eigenschaften der lebendigen Substanz.

1. Die Konsistenz der lebendigen Substanz.

Obwohl bereits die älteren Zellforscher, wie Schleiden, Mohl und andere, der direkten Beobachtung folgend, den Inhalt der Zelle als flüssig betrachteten, indem sie seine Konsistenz mit der des Schleims verglichen, machte sich später mehrfach eine Auffassung geltend, die merkwürdigerweise das Protoplasma als eine in ihrer Grundlage feste Substanz zu betrachten geneigt war. Diese Vorstellung entsprang zunächst aus rein theoretischen Überlegungen. Brücke[2]) besonders meinte, der Zellinhalt könne deshalb nicht eine flüssige Masse sein, weil die Lebenserscheinungen unmöglich an ein flüssiges Substrat gebunden sein könnten, sondern eine bestimmte „Organisation“ voraussetzten, die sich nicht mit dem Charakter einer Flüssigkeit vertrüge. Die Brückesche Ansicht gewann bald mehrere Anhänger. Vor allem aber schien die Vorstellung von der festen Beschaffenheit des Zellinhalts gestützt zu werden durch die Lehre von dem netzförmigen Bau des Protoplasmas, wie sie Frommann und Heitzmann vertraten. Man glaubte in dem Netzwerk das feste Gerüst gefunden zu haben, mit dessen Organisation die Lebenserscheinungen verknüpft wären. Inzwischen hat sich aber herausgestellt, dafs die netzförmige Struktur des Protoplasmas eine optische Täuschung war, und so ist der Ansicht von der festen Konsistenz des Protoplasmas die tatsächliche

[1]) E. Korschelt: „Über Kernstrukturen und Zellmembranen in den Spinndrüsen der Raupen.“ In Arch. f. mikr. Anat. Bd. 47, 1896.

[2]) Brücke: „Die Elementarorganismen.“ In Wiener Sitzungsbericht, Jahrg. XLIV, 2. Abteil., 1861.

Grundlage wieder entzogen worden. In Wirklichkeit ist bei unseren jetzigen mikroskopischen Untersuchungsmitteln eine starke Voreingenommenheit für gewisse unhaltbare Theorien erforderlich, wenn man sich der Tatsache verschliefsen will, dafs das Protoplasma, abgesehen von einzelnen in bestimmten Zellen vorhandenen Differenzierungen, physikalisch wie eine Flüssigkeit verhält.

Die Vorstellung, dafs die Lebenserscheinungen nur an ein festes Substrat, unmöglich aber an eine Flüssigkeit gebunden sein könnten, ist in der Tat nicht nur unberechtigt, sondern sogar in dieser Form unhaltbar. Sie läfst sich nicht nur durch keinen annehmbaren Grund belegen, sondern sie widerspricht sogar Tatsachen, die leicht zu beobachten sind. Es ist z. B. vollkommen unverständlich, wie bei einer mehr oder weniger starren Beschaffenheit eines Gerüst- oder Netzwerkes das Protoplasma die Fähigkeit des Strömens und Fliefsens besitzen könnte, die man so leicht in geeigneten Pflanzenzellen und bei Amöben beobachten kann. Ein festes Netzwerk kann unmöglich fliefsen in der Weise, dafs die einzelnen Punkte seiner Masse fortwährend sich durcheinander mischen, wie das in den Amöben so deutlich zu sehen ist. Mag auch die Theorie von der festen Konsistenz auf den ersten Anschein dem Verhalten der formbeständigen Zellen nicht widersprechen, mit den Erscheinungen an nackten Protoplasmamassen ist sie schlechterdings unvereinbar.

So haben denn auch in neuerer Zeit verschiedene Forscher, wie Berthold[1]), Bütschli[2]), und kürzlich besonders Jensen[3]) und Rhumbler[4]), die Auffassung von der flüssigen Natur des Zellinhalts mit Nachdruck wieder vertreten, und es dürfte wohl kaum noch einen mit den Erscheinungen genügend vertrauten Forscher geben, der sich dieser Vorstellung verschliefsen könnte. Es genügt auch, einige wenige Erscheinungen zu beobachten, um sofort von der flüssigen Konsistenz des Zellinhalts überzeugt zu sein.

Vor allen Dingen beweisend für die flüssige Natur des Protoplasmas sind die bereits erwähnten Bewegungserscheinungen. An den Protoplasmasträngen der Pflanzenzellen und in den Pseudopodien der Rhizopoden sieht man die lebendige Substanz wie das Wasser eines ruhig dahin gleitenden Stromes in fliefsender Bewegung, bald langsamer, bald schneller und an verschiedenen Stellen mit ungleicher Geschwindigkeit, so dafs sich die Teilchen fortwährend untereinander mischen, wie man das besonders leicht an den der Grundmasse des Protoplasmas eingelagerten Bestandteilen, den Granulis, Fetttröpfchen etc., beobachten kann. Wie könnte eine starre Grundmasse fliefsen wie das Wasser in einem Strome!

Eine andere Erscheinung, die deutlich die flüssige Konsistenz des Protoplasmas beleuchtet, ist die Tropfen- und Kugelbildung von Protoplasmamassen, die durch Zerquetschen oder Anschneiden der Zellwände aus der Zellmembran herausquellen. Solche tropfen- und kugelförmigen Zusammenballungen beobachtet man z. B. sehr

---

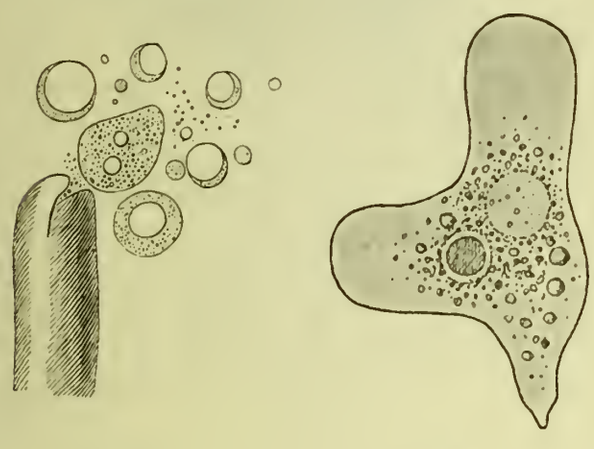
[1]) G. Berthold: „Studien über die Protoplasmamechanik.“ Leipzig 1886.

[2]) O. Bütschli: „Untersuchungen über mikroskopische Schäume und das Protoplasma.“ Leipzig 1892.

[3]) P. Jensen: „Über den Aggregatzustand des Muskels und der lebendigen Substanz überhaupt.“ In Pflügers Arch. Bd. 80, 1900.

[4]) L. Rhumbler: „Der Aggregatzustand und die physikalischen Besonderheiten des lebenden Zellinhaltes.“ In Verworns Zeitschr. f. allgem. Physiologie Bd. I u. II.

schön an dem Protoplasma der Alge Vaucheria (Fig. 37 *a*). Aber auch an den fliefsenden Protoplasmasträngen der unverletzten Pflanzenzelle kann man solche kugeligen Zusammenballungen beobachten, wenn man z. B. den elektrischen Strom hindurchgehen läfst. Alsdann sammelt sich das Protoplasma zu Kügelchen und Spindelchen an, die, wenn man den Strom unterbricht, sich wieder lang ausstrecken, vermischen und ihre Substanz weiterfliefsen lassen (Fig. 38). Dasselbe kann man auf den Pseudopodienfäden vieler Meeresrhizopoden sehen, wenn man sie stark oder andauernd erschüttert (Fig. 39), und an vielen anderen Objekten ebenfalls.



a *b*

Fig. 37. *a* Vaucheriaschlauch, am oberen Ende angeschnitten. Das Protoplasma tritt heraus und rundet sich zu Kugeln ab. Nach Pfeffer. *b* Amöbenzelle mit blasser Vakuole und verschiedenen kleinen Fetttröpfchen.

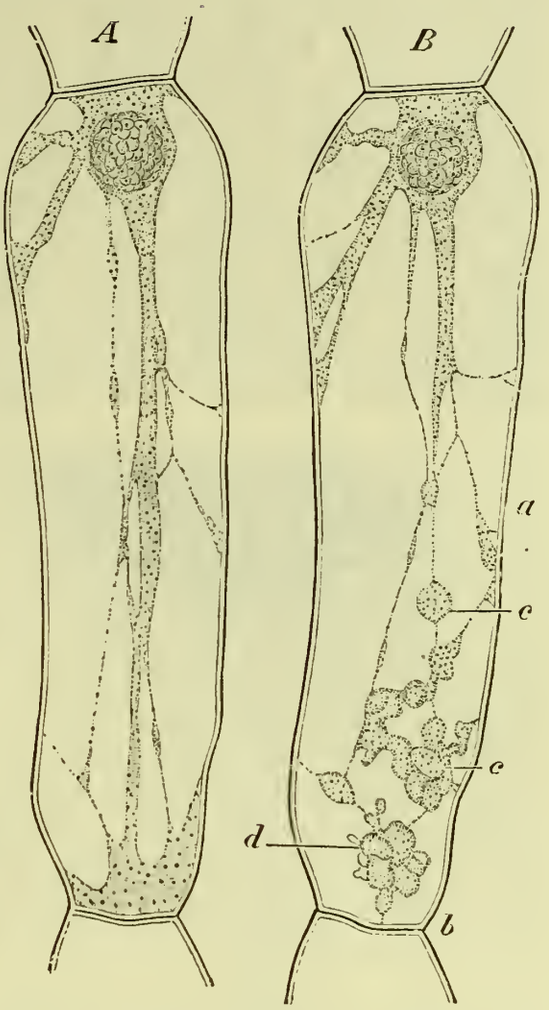


Fig. 38. Tradescantia. Zelle eines Staubfadenhaares. *A* mit ruhig strömendem Protoplasma. *B* dieselbe Zelle durch den elektrischen Induktionsstrom gereizt. Das Protoplasma hat sich auf den Strängen zu einzelnen Kugeln zusammengeballt (*c*, *d*). Nach Kühne.

Eine dritte Erscheinung, die auf die flüssige Konsistenz des Protoplasmas hinweist, und die in den allerverschiedensten Zellformen beobachtet werden kann, ist die Kugel- und Tropfenform der im Protoplasma eingeschlossenen Flüssigkeitsansammlungen, wie z. B. der sogenannten Vakuolen, der Fett- und Öltröpfchen etc., die hier und dort im Protoplasma zerstreut entstehen, wachsen und unter Umständen wieder verschwinden können (Fig. 37 *b*). Wäre die Grundmasse des Protoplasmas starr, so wäre es unverständlich, wie diese Flüssigkeitstropfen der verschiedensten Gröfse gerade immer Kugelform annehmen und dieselbe, wie die Öltröpfchen, bei ihrem Wachstum beibehalten sollten. Eine Kugelform dieser Flüssigkeiten ist mechanisch nur möglich, wenn das umgebende Medium nach allen Seiten hin einen gleichen Druck ausübt und in gleichem Mafse nachgibt, d. h. wenn es selbst eine Flüssigkeit ist.

Derartiger Erscheinungen, welche sich nur mit einem flüssigen

Charakter des Protoplasmas vertragen, liefse sich eine unbegrenzte Zahl anführen. Die genannten genügen aber vollkommen, um zu zeigen, 'dafs die Lebenserscheinungen sehr wohl an ein flüssiges Substrat geknüpft sein können. Freilich sind der flüssige und der feste Zustand des Körpers nicht durch eine scharfe Grenze voneinander zu trennen, sondern durch unmerkliche Übergänge miteinander verbunden. Nach unseren jetzigen physikalischen Vorstellungen beruht der Unterschied zwischen dem gasförmigen, flüssigen und festen Zustande der Körper nur darauf, dafs die Moleküle im ersten Falle in rapider, im zweiten in etwas schwächerer und im letzten Falle in noch geringerer Bewegung begriffen sind. Da das also nur ein gradueller Unterschied ist, so läfst sich auch eine scharfe Grenze unmöglich ziehen. So haben wir auch in der lebendigen Substanz verschiedene Grade der Beweglichkeit der Teilchen, d. h. die

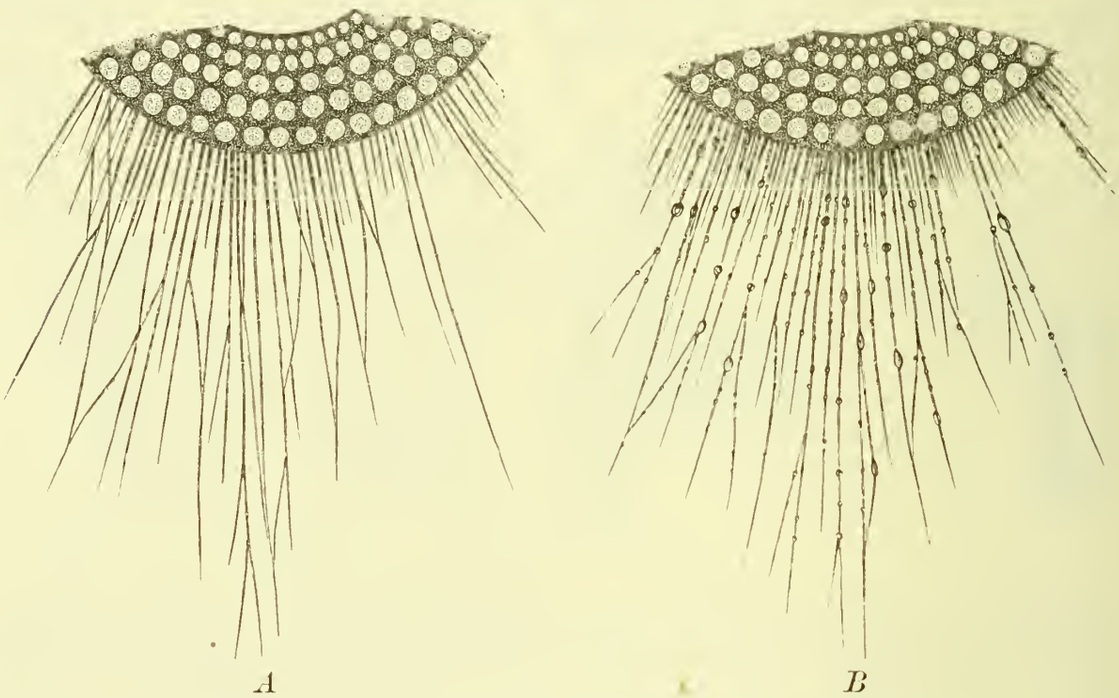


Fig. 39. Orbitolites. Teil der vielkammerigen Kalkscheibe des Foraminifers mit ausgestreckten Pseudopodienfäden. *A* in ungestörtem Zustande. *B* das Protoplasma der Pseudopodien hat sich auf starke Erschütterungsreize zu Kügelchen und Spindeln zusammengeballt.

lebendige Substanz ist im einen Falle leicht-, im anderen dickflüssiger. Im allgemeinen besitzt sie etwa die Konsistenz und Beweglichkeit von rohem Hühnereiweis, doch kommen auch festere Formen vor, ja, gewisse dauernd bestehende Differenzierungen des Protoplasmas können sogar in einzelnen Fällen die schon nahe an den festen Zustand grenzende Konsistenz einer weichen Gallerte haben, ohne aber je die Verschiebbarkeit ihrer Teilchen einzubüfsen. Bei Muskelfasern, Geifselfäden, Wimperhaaren, am Zellkern und an der Oberfläche mancher membranloser Protoplasmamassen, z. B. bei Infusorienzellen, haben wir derartige Verhältnisse. Nur in solchen Fällen kann man mit einiger Berechtigung von einer etwas festeren Struktur sprechen. Indessen, diese zäheren Konsistenzverhältnisse sind immer lokal in der Zelle beschränkt; die ganze übrige Masse des Zellinhalts ist stets dünner flüssig.

Schliefslich dürfen wir nicht vergessen, dafs die lebendige Substanz wohl niemals eine homogene Flüssigkeit ist. Vor allem ist daran

zu denken, dafs das Protoplasma in vielen Fällen eine äufserst feine wabige Struktur besitzt, ein Moment, das wie neuerdings Rhumbler (l. c.) durch seine ungemein gründlichen und ausführlichen Studien gezeigt hat, für das Verständnis mancher physikalischen Besonderheiten des lebendigen Zellinhaltes eine sehr wichtige Rolle spielt. Aber auch der Umstand ist nicht zu vernachlässigen, dafs in der Flüssigkeit allerlei geformte Elemente von der verschiedensten Konsistenz aufgeschwemmt sein können, dafs wir es also mit einem Gemisch oder, wie Berthold es bezeichnet, mit einer „Emulsion“ zu tun haben. Aus diesem Grunde ist es vielleicht nicht ganz zweckmäfsig, von einem „Aggregatzustand“ des Protoplasmas zu sprechen, wie das von vielen Forschern geschehen ist. Von einem Aggregatzustand kann streng genommen nur bei einer homogenen Substanz die Rede sein, nicht bei einem Gemisch, das Stoffe enthält, die selbst die verschiedenartigsten Aggregatzustände besitzen.

Die flüssige Natur der lebendigen Substanz ist ihre wichtigste physikalische Eigenschaft. Sie verlangt, dafs die lebendige Substanz in physikalischer Beziehung den Gesetzen tropfbarer Flüssigkeiten gehorchen mufs. Wir werden dementsprechend und im Gegensatz zu der Vorstellung, welche die Lebensvorgänge nur mit einer festen Organisation für vereinbar hält, gerade sehen, dafs sich die Lebenserscheinungen nur verstehen lassen unter der Voraussetzung eines flüssigen Zustandes ihres Substrats, d. h. eines Zustandes, in dem die Teilchen mehr oder weniger verschieblich sind. Die Gebilde, welche, wie Sehnen, Bindegewebsfasern, Zellhäute, Knochen- und Knorpelgrundsubstanz etc., eine vollkommen starre Konsistenz haben, zeigen überhaupt keine aktiven Lebenserscheinungen, und der alte Satz: „corpora non agunt nisi soluta“, wenn er auch in seiner Allgemeinheit anfechtbar ist, trifft für die lebendige Substanz durchaus zu.

Die für das Verständnis der Lebenserscheinungen, wie es in neuerer Zeit scheint, nicht unwichtigen kolloïdalen Eigenschaften der lebendigen Substanz werden weiter unten noch zu erörtern sein.

2. Das spezifische Gewicht der lebendigen Substanz.

Unter den physikalischen Eigenschaften der lebendigen Substanz besitzt ferner für das Verständnis gewisser Lebenserscheinungen ihr spezifisches Gewicht eine bemerkenswerte Bedeutung. Wenn man Zellen der verschiedensten Art oder möglichst reine Gewebestücke in destilliertes Wasser fallen läfst, so beobachtet man fast ganz allgemein, dafs sie im Wasser zu Boden sinken. Es stellt sich also heraus, dafs der Zellinhalt als Ganzes im allgemeinen spezifisch schwerer ist als Wasser, d. h. ein gröfseres spezifisches Gewicht besitzt als 1. Jensen[1]) hat vor einiger Zeit eine etwas genauere Bestimmung des spezifischen Gewichts der einzelligen Wimperinfusorienform Paramaecium aurelia ausgeführt, und zwar in folgender Weise. Bekanntlich kann man durch Zusatz von löslichen Salzen das spezifische Gewicht einer Flüssigkeit erhöhen und durch Steigerung der Konzentration sehr fein abstufen. Jensen setzte also

[1]) Paul Jensen: „Die absolute Kraft einer Flimmerzelle.“ In Pflügers Archiv, Bd. 54, 1893.

die Paramäcien in eine schwache Lösung von Kaliumkarbonat, deren Konzentration er so lange erhöhte, bis die Paramäcien darin eben nicht mehr zu Boden sanken, sondern mitten in der Lösung schweben blieben, ein Zeichen, dafs jetzt die Lösung dasselbe spezifische Gewicht besafs, wie die Paramäcienkörper. Dann wurde mittels eines Aräometers das spezifische Gewicht der Lösung bestimmt, und so fand sich, dafs der Zellkörper der Paramäcien ein spezifisches Gewicht von ungefähr 1,25 besitzt. Im allgemeinen dürfte wohl das spezifische Gewicht der lebendigen Substanz überhaupt nicht viel höhere Werte aufweisen. Soweit bis jetzt Erfahrungen vorliegen, handelt es sich immer nur um Werte, die wenig gröfser sind als 1.

Allein, es gibt gewisse Fälle, in denen das Gesamtgewicht der Zelle Abweichungen von diesem allgemeinen Verhalten zeigt, in denen die Zelle als Ganzes spezifisch leichter ist als 1. Diese Fälle sind ohne weiteres verständlich, wenn wir uns wieder erinnern, dafs das Protoplasma keine homogene Substanz ist. Vergegenwärtigen wir uns z. B. Zellen, bei denen Fetttröpfchen in der Grundsubstanz des Protoplasmas eingelagert sind, so ist es möglich, dafs, obwohl die Grundsubstanz spezifisch schwerer ist als Wasser, doch die Zelle als Ganzes ein geringeres spezifisches Gewicht besitzt, wofern nur die Ansammlung des Fettes, das spezifisch bedeutend leichter ist als Wasser, eine solche Gröfse erreicht, dafs sie die Schwere des übrigen Protoplasmakörpers überwiegt. Solche Fälle sind realisiert in den Fettzellen des Unterhautbindegewebes beim Menschen und vielen Tieren, die, wenn man sie ins Wasser wirft, an der Oberfläche schweben bleiben. Fettleibige Menschen haben aus diesem Grunde beim Schwimmen geringere Anstrengungen zu machen, um sich über Wasser zu erhalten, als magere. Dieselbe Rolle wie das Fett können im Zellkörper noch andere Stoffe spielen, vor allem Gasblasen, die das spezifische Gewicht des Gesamtkörpers der Zelle unter Umständen enorm herabsetzen können, eine Erscheinung, die z. B. bei manchen schalentragenden Rhizopoden des Süfswassers (Arcella, Difflugia) vorkommt.

Es ergibt sich aus dieser Tatsache, dafs die Zelle durch Anhäufung leichterer oder schwererer Stoffe ihr spezifisches Gewicht unter Umständen aktiv verringern oder erhöhen und dadurch ohne Benutzung irgend welcher Lokomotionsorgane aktiv im Wasser aufsteigen oder niedersinken kann, eine Fähigkeit, die für das Leben der betreffenden Organismen unter manchen Verhältnissen, z. B. wenn an der Stelle, wo sie leben, die Lebensbedingungen ungünstig werden, von grofser Bedeutung ist. In allen Fällen aber, wo man Zellen findet, die spezifisch leichter sind als Wasser, sind immer nur bestimmte Elemente, niemals das ganze Protoplasma, spezifisch leichter. Die Grundmasse des Protoplasmas scheint stets um ein Geringes schwerer zu sein als Wasser.

3. Die optischen Eigenschaften der lebendigen Substanz.

Werfen wir schliefslich noch einen flüchtigen Blick auf die optischen Eigenschaften der lebendigen Substanz, so finden wir, dafs das Protoplasma in den meisten Fällen durchaus farblos, grau, in dünnen Schichten, die von geformten Einschlüssen frei sind, durchscheinend,

in dicken Schichten undurchsichtig ist, und das Licht etwas stärker bricht als Wasser.

Im einzelnen verhalten sich auch die mannigfaltigen Formen der lebendigen Substanz je nach der Beschaffenheit ihrer Bestandteile verschieden. Einzelne geformte Elemente, wie Fetttröpfchen, Wassertropfen, Chlorophyllkörner, können intensiv gefärbt sein, so dafs die Zellen, in denen sie in gröfserer Anhäufung vorhanden sind, gelb, rot, grün etc. gefärbt erscheinen, wie z. B. bei den Pflanzengeweben. Ebenso ist das Lichtbrechungsvermögen der einzelnen Bestandteile verschieden, das der Wassertröpfchen in den Vakuolen geringer, das der Fetttröpfchen gröfser als das der Grundsubstanz. Es würde zu weit führen, auf alle einzelnen Fälle einzugehen, doch ist es von Interesse, das Verhalten einer Form der lebendigen Substanz, nämlich das der sogenannten kontraktilen Substanz, d. h. derjenigen Substanz, die, wie das amöboïde Protoplasma, die Flimmerhaare und die Muskelfasern, bestimmte Formveränderungen (Kontraktionen) ausführt, näher ins Auge zu fassen.

Bereits in der ersten Hälfte des XIX. Jahrhunderts fand Boeck, dafs gewisse Elemente der quergestreiften Muskelfaser doppelbrechend sind, d. h. das Vermögen haben, einen Lichtstrahl zu zerlegen in zwei Strahlen, die beide mit verschiedener Geschwindigkeit fortgepflanzt werden, eine Fähigkeit der Muskelsubstanz, die besonders Brücke später genauer untersuchte. Seitdem hat Engelmann[1]) die Beobachtung gemacht, dafs nicht nur diese Schichten des quergestreiften Muskels, sondern überhaupt alle faserig differenzierten kontraktilen Substanzen, wie die der glatten und quergestreiften Muskelzellen, der kontraktilen Fasern oder Myoïde des Infusorienkörpers, sowie der Wimperhaare und Geifselfäden aller Flimmerzellen, positiv einachsig doppelbrechend sind, und zwar in der Weise, dafs ihre optische Achse mit der Faserrichtung zusammenfällt. Diese Tatsache weist darauf hin, dafs die Molekularstruktur aller dieser Fasergebilde in der Faserrichtung eine andere sein mufs als in den übrigen Richtungen, eine Folgerung, die für das Verständnis der Kontraktionserscheinungen an diesen Objekten von Bedeutung ist. An dem nackten kontraktilen Protoplasma der Rhizopoden, z. B. der Amöben, hat Engelmann keine Doppelbrechung auffinden können. Nur auf den graden, strahlenförmigen Pseudopodien von Aktinosphaerium Eichhornii, einem zierlichen Süfswasserrhizopoden, beobachtete er Doppelbrechung, die aber hier höchst wahrscheinlich nicht von dem kontraktilen Protoplasma herrührt, sondern von starren Strahlen, die sich als Stützorgane in der Achse der Pseudopodien befinden und nachweislich mit der Kontraktion nichts zu tun haben.

D. Die chemischen Eigenschaften der lebendigen Substanz.

1. Die organischen Elemente.

Das letzte Dunkel zu erhellen, das die Zusammensetzung der lebendigen Substanz umgibt, und dadurch die Grundlage zu vollenden, auf der sich das Verständnis der Lebenserscheinungen aufbaut, ist die Chemie berufen, denn die chemische Forschung dringt unter allen

[1]) Th. W. Engelmann: „Kontraktilität und Doppelbrechung.“ In Pflügers Arch. f. d. ges. Physiologie, Bd. XI, 1875.

Naturwissenschaften am tiefsten in die Zusammensetzung der Körperwelt ein, indem sie vorgeht bis zu den kleinsten Teilen. Bekanntlich ist denn auch die Chemie bis zu dem Punkte gelangt, dafs sie die ganze Formenfülle der unermefslichen Körperwelt als zusammengesetzt erkannt hat aus den Atomen einer geringen Zahl verhältnismäfsig einfacher Stoffe, die sie bisher noch nicht weiter zu zerlegen vermocht hat. Allein, obwohl die Zerlegung der etwa 70 chemischen Elemente bisher mit den analytischen Mitteln der Chemie noch nicht gelungen ist, obwohl ihre Zusammensetzung aus noch einfacheren Stoffen bisher nicht experimentell bewiesen werden konnte, wird man doch kaum zweifeln dürfen, dafs in Wirklichkeit diese Elemente keine letzten Einheiten sind. Dementsprechend sind bereits mehrfach Versuche unternommen worden, die Elemente in eine genetische Beziehung zu einander zu setzen und die Verwandtschaft, welche sich in der Analogie des chemischen Verhaltens einzelner Elemente und ihrer Verbindungen äufsert, als eine natürliche, aus direkter Abstammung von einander hervorgegangene Verwandtschaft hinzustellen. Indessen berühren diese Versuche bisher die Fragen der Physiologie in keiner Weise.

Beschränken wir uns daher auf die Welt der ponderablen Materie, zu der die lebendige Substanz ebenso wie alle anderen Körper gehört, so zeigt uns eine chemische Elementaranalyse der lebendigen Substanz, dafs von den etwa 70 Elementen, aus deren Zusammensetzung sich die gesamte Körperwelt aufbaut, nur die geringe Zahl von 12 Elementen konstant in der lebendigen Substanz zu finden ist. Diese 12 Elemente, die in jeder Zelle angetroffen werden, sind:

Name:	Zeichen:	Atomgewicht:
Kohlenstoff	C	12
Stickstoff	N	14
Schwefel	S	32
Wasserstoff	H	1
Sauerstoff	O	16
Phosphor	P	31
Chlor	Cl	35
Kalium	K	39
Natrium	Na	23
Magnesium	Mg	24
Calcium	Ca	40
Eisen	Fe	56

Neben diesen 12 allgemeinen organischen Elementen kommt noch eine kleine Anzahl spezieller Elemente vor, die nicht in allen Zellen anzutreffen sind und zum Teil nur ganz sporadisch gefunden werden. Es sind das:

Name:	Zeichen:	Atomgewicht:
Silicium	Si	28
Fluor	Fl	19
Brom	Br	80
Jod	J	127
Aluminium	Al	27
Mangan	Mn	55

Unter ihnen tritt das Silicium weit, das Fluor wenig verbreitet

auf, während die anderen, die ebenfalls nur ein sehr beschränktes Vorkommen haben, nebst einigen Metallen, die bisweilen spurweise in der lebendigen Substanz gefunden werden, wie das Kupfer, vielleicht gar keine Bedeutung für den Lebensvorgang der betreffenden Organismen besitzen, in denen sie beobachtet worden sind.

Aber keins von diesen gesamten organischen Elementen ist ausschliefslich auf die organische Natur beschränkt.

Der Kohlenstoff findet sich, an Sauerstoff gebunden, als Kohlensäure in der Luft und massenhaft im kohlensauren Kalk der Sedimentgesteine.

Der Wasserstoff bedeckt, ebenfalls an Sauerstoff gebunden, als Wasser den gröfsten Teil der Erdoberfläche.

Der Sauerstoff ist sowohl frei als Gas in der atmosphärischen Luft vorhanden, die er zu ca. 21 % zusammensetzt, als auch gebunden an eine grofse Zahl anderer Elemente.

Der Stickstoff kommt gleichfalls sowohl im freien Zustande vor in der Luft zu ca. 79 % als auch gebunden an Wasserstoff und Sauerstoff in den Verbindungen des Ammoniaks sowie der salpetrigen und Salpetersäure.

Der Schwefel ist weit verbreitet in Verbindung mit Sauerstoff in schwefelsauren Salzen.

Der Phosphor verhält sich ebenso und ist in den phosphorsauren Salzen der Alkalien und alkalischen Erden überall zu finden.

Das Chlor erscheint in ungeheurer Verbreitung, an Natrium gebunden, als Kochsalz.

Das Kalium kommt, an Chlor gebunden, als Chlorkalium und in Verbindung mit Säuren in Form von salpetersauren, schwefelsauren, phosphorsauren Salzen vor.

Das Natrium erscheint hauptsächlich im Chlornatrium oder Kochsalz überall auf der Erdoberfläche, gelöst im Meere sowohl wie in der Erde und als grofse feste Massen in Salzlagern.

Das Magnesium ist ein beständiger Begleiter des Kaliums und Natriums und tritt in denselben Verbindungen auf wie diese, als Chlormagnesium, kohlensaure, schwefelsaure und phosphorsaure Magnesia.

Das Calcium setzt in Form von kohlensaurem, kieselsaurem, schwefelsaurem, phosphorsaurem Kalk die ungeheuren Kalksteinschichten der Sedimentgebirge zusammen.

Das Eisen ist in Form von Schwefelverbindungen sowie Oxyden und deren Salzen ungemein weit auf der Erdoberfläche verbreitet.

Das Silicium erscheint fast ausschliefslich an Sauerstoff gebunden in Form von Kieselsäure und deren Salzen in den Gesteinen der plutonischen Gebirgsmassen.

Das Fluor findet sich hauptsächlich in Verbindung mit Calcium als Flufsspath.

Das Brom und Jod ist als Brom-(Jod-)Natrium und Brom-(Jod-) Kalium in vielen Salzlagern sowie im Meerwasser vorhanden.

Das Aluminium ist in seiner Verbindung mit Sauerstoff zu Tonerde und diese in Verbindung mit Kieselsäure zu Feldspath ein über die ganze Erde verbreitetes Element.

Das Mangan schliefslich, sowie alle anderen Metalle, die gelegentlich noch hier und dort im lebenden Organismus beobachtet werden, sind in Form ihrer Oxyde, Schwefelverbindungen und der

verschiedensten Salze in den Gesteinen der Gebirge überall anzutreffen.

Dieser Überblick zeigt uns schon, dafs alle organischen Elemente zugleich die anorganische Körperwelt unserer Erdoberfläche zusammensetzen helfen. Da aber ferner die chemische Elementaranalyse der lebendigen Substanz zu dem Ergebnis geführt hat, dafs aufser diesen organischen Elementen keine anderen Bestandteile im Organismus zu finden sind, so ergibt sich die wichtige Tatsache, dafs ebensowenig ein besonderes Element in den Organismen existiert wie eine besondere Lebenskraft. Die Begriffe des „Lebensäthers", des „spiritus animalis", der „Lebensmaterie" etc., mit denen die ältere Physiologie so freigebig umging, sind daher aus der heutigen Lehre vom Leben entsprechend der fortgeschrittenen Entwicklung, welche die analytische Chemie in unserer Zeit durchgemacht hat, vollständig verschwunden, und man weifs, dafs die lebendige Substanz aus keinen anderen elementaren Stoffen zusammengesetzt ist als die Welt der leblosen Körper.

2. Die chemischen Verbindungen der Zelle.

Um den chemischen Aufbau der lebendigen Substanz kennen zu lernen, müssen wir die lebendige Substanz töten. So paradox das klingen mag, dennoch ist es vorläufig der einzige Weg, auf dem wir zu einer Kenntnis von dem Chemismus der lebendigen Substanz gelangen können, und wir müssen uns den beifsenden Spott, den Mephistopheles vor dem Schüler über diese Praxis der physiologischen Chemie ausgiefst, noch immer ruhig gefallen lassen. In der Tat ist es nicht möglich, der lebendigen Substanz mit den Methoden der Chemie nahe zu treten, ohne dieselbe zu töten. Jedes chemische Reagens, das mit ihr in Berührung kommt, zerstört oder verändert sie, und was wir dann chemisch untersuchen, ist keine lebendige Substanz mehr, sondern eine Leiche, eine Substanz, die völlig andere Eigenschaften hat. Wir können daher nur durch Rückschlüsse aus den chemischen Befunden am Leichnam auf die Verhältnisse am lebendigen Objekt zu Vorstellungen über die Chemie des letzteren gelangen, durch Schlüsse, deren Richtigkeit wir nur in seltenen Fällen experimentell am lebendigen Objekt nachzuprüfen in der Lage sind. Dafs bei dieser Sachlage die gröfste Vorsicht in Bezug auf die Übertragung der Ergebnisse vom toten Objekt auf die Verhältnisse des lebendigen nötig ist, liegt auf der Hand, und wir müssen uns in jedem Augenblick bewufst bleiben, dafs die chemischen Verhältnisse am lebendigen Objekt scharf von denen seines Leichnams zu unterscheiden sind.

Haben wir uns einerseits überzeugt, dafs zwischen den Elementarstoffen, welche die lebendige Substanz zusammensetzen, und denen, aus welchen sich die leblose Körperwelt aufbaut, kein prinzipieller Unterschied existiert, dafs also kein besonderes Lebenselement in der organischen Welt vorhanden ist, so finden wir doch anderseits, dafs ein Teil der Elemente in der lebendigen Substanz zu ganz eigentümlichen Verbindungen zusammentritt, die nur die lebendige Substanz charakterisieren und die, soweit sie nicht vom Menschen künstlich hergestellt werden konnten, in der leblosen

Natur nirgends zu finden sind. So haben wir in der lebendigen Substanz neben chemischen Verbindungen, die auch in der leblosen Natur vorkommen, spezifisch organische Atomkomplexe.

Ein grofser Teil dieser organischen Verbindungen und unter ihnen gerade die, welche für die lebendige Substanz von hervorragender Bedeutung sind, besitzt eine so komplizierte Konstitution, dafs es der Chemie bisher noch nicht gelungen ist, einen Einblick in die räumlichen Lageverhältnisse der Atome in ihren Molekülen, d. h. in ihren letzten Teilchen, die noch die Eigenschaft des ganzen Stoffes besitzen, zu gewinnen, wenn auch vielfach bereits ermittelt werden konnte, wieviel Atome jedes Elements im Molekül des Stoffes enthalten sind.

Drei Hauptgruppen von chemischen Körpern und ihren Umsetzungsprodukten sind es vornehmlich, durch deren Vorhandensein sich die lebendige Substanz von der Substanz der leblosen Körper unterscheidet, das sind die Eiweifskörper, die Fette und die Kohlehydrate. Unter diesen drei Gruppen sind nur die Eiweifskörper und ihre Derivate mit Sicherheit ganz allgemein in allen Zellen nachgewiesen worden, so dafs man sie als die wesentlichen oder allgemeinen unter den organischen Bestandteilen der lebendigen Substanz den sämtlichen speziellen gegenüberstellen mufs.

a. Die Eiweifskörper.

Die Eiweifskörper (Albuminosen, Proteïne) spielen als diejenigen Körper, die für alles Leben, das augenblicklich die Erdoberfläche bevölkert, durchaus unentbehrlich sind, und die ihrer Masse nach den Hauptbestandteil aller organischen Verbindungen der Zelle ausmachen, die wichtigste Rolle in der Zusammensetzung der lebendigen Substanz. Sie bestehen ausnahmslos aus den Elementen Kohlenstoff, Wasserstoff, Schwefel, Stickstoff und Sauerstoff, unter denen der Stickstoff dasjenige Element ist, das die Eiweifskörper den anderen beiden Hauptgruppen der organischen Körper, den Kohlehydraten und Fettengegenüber besonders charakterisiert, so dafs man sie auch als die stick, stoffhaltigen den stickstofffreien Körpern gegenübergestellt hat. Ihr Molekül ist zwar seiner Atomverkettung nach noch nicht bekannt, aber wir wissen aus einer Reihe von Analysen, bei denen das Molekül in eine grofse Menge selbst noch sehr kompliziert zusammengesetzter Moleküle gespalten wird, dafs es eine ungeheuer komplizierte Konstitution haben mufs und, obwohl es nur die fünf Elemente C, H, N, S und O enthält, doch eine Atomenzahl in sich birgt, die oft weit über tausend geht. Preyer[1]) hat zuerst im Jahre 1866 eine Analyse des Hämoglobins gemacht, desjenigen Eiweifskörpers, der dem Blute und speziell den roten Blutkörperchen die charakteristische Farbe gibt und als Überträger des Sauerstoffs aus den Lungen durch das Blut zu den Zellen der Gewebe eine äufserst wichtige Rolle im Tierkörper spielt. Preyer fand die Zusammensetzung des Hämoglobinmoleküls:

$$C_{600}H_{960}N_{154}Fe_1S_3O_{179}$$

[1]) Preyer: „De Haemoglobino observationes et experimenta“ (Dissertation). Bonn 1866.

und obwohl diese Formel anfangs Befremden erregte, hat seitdem eine Reihe späterer Analysen ganz ähnliche Resultate ergeben[1]).

So läfst sich nach Grüblers[2]) Untersuchungen die Zusammensetzung des kristallisierten Eiweifses, das in Kürbissamen vorkommt, auf

$$C_{292}H_{481}N_{90}O_{83}S_2$$

berechnen.

Zinoffsky[3]) fand die Formel des Hämoglobins aus Pferdeblut sogar noch gröfser als Preyer, nämlich:

$$C_{712}H_{1130}N_{214}O_{245}Fe_1S_2$$

und Formeln von ähnlich hoher Konstitution sind auch für das Eiweifs, welches das Weifse des Hühnereies bildet, berechnet worden. Aus allen diesen Analysen ergibt sich, dafs das Molekül der Eiweifskörper wegen der Menge der darin enthaltenen Atome ungeheuer grofs sein mufs[4]).

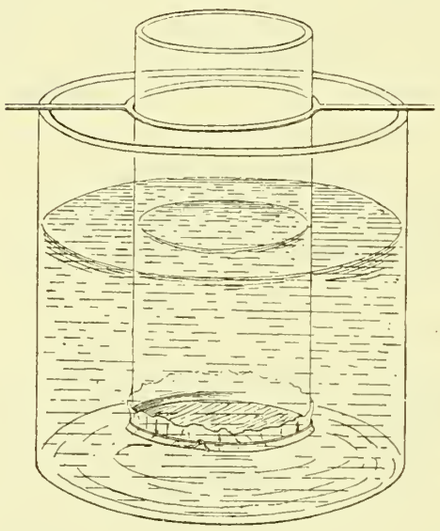


Fig. 40. Dialysator.

Die gewaltige Gröfse des Eiweifsmoleküls erklärt eine wichtige Eigenschaft der Eiweifskörper, dafs sie nämlich aus Lösungen, im Gegensatz zu anderen Körpern, durch tierische Membranen oder künstliches Pergament nicht diffundieren. Bringt man in ein weites Glasrohr, dessen Öffnung mit einer Membran, am besten von künstlichem Pergament, überzogen ist (Fig. 40), eine Lösung von Kochsalz oder einem anderen löslichen Salz in Wasser und hängt das Glasrohr in ein Gefäfs mit reinem Wasser, so findet man nach kurzer Zeit, dafs die Salzlösung in dem inneren Glasrohr bedeutend an Konzentration abgenommen hat, während das Wasser im äufseren Gefäfs jetzt einen ebenso grofsen Prozentgehalt an Salz besitzt wie die Lösung im inneren Glasrohr. Es ist also Salz aus dem Glasrohr durch die Membran in das äufsere Wasser diffundiert, bis der Prozentgehalt an Salz in beiden Flüssigkeiten gleich war. Nimmt man aber statt des Salzes eine Lösung von Hühnereiweifs, die man erhält, wenn man das Weifse eines Hühnereies mit etwa 100 Kubikzentimetern Wasser tüchtig zusammenreibt und durchfiltriert, so kann man die Lösung im Dialysator, wie man diesen Apparat nennt, stunden- und tagelang stehen lassen, ohne dafs eine Spur von Eiweifs aus dem inneren Rohr in das äufsere Wasser diffundiert. Aus der Gröfse der Eiweifsmoleküle erklärt sich diese Erscheinung sehr einfach: das Eiweifsmolekül ist zu grofs, als dafs es

---

[1]) Vergl. Bunge: „Lehrbuch der physiologischen und pathologischen Chemie.“ II. Aufl. Leipzig 1889.

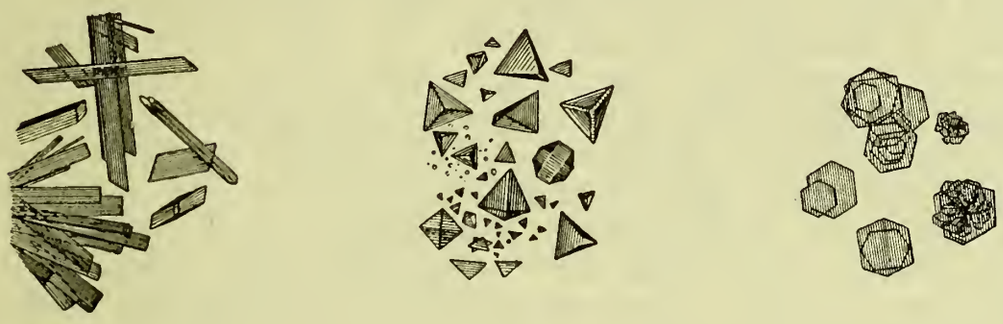
[2]) Gbübler: „Über ein kristallinisches Eiweifs der Kürbissamen.“ In Journ. f. prakt. Chemie Bd. 23, 1891.

[3]) Zinoffsky: „Über die Gröfse des Hämoglobinmoleküls.“ In Zeitschrift für physiolog. Chemie Bd. 10, 1885.

[4]) Die für die Beurteilung der Gröfse des Eiweifsmoleküls in Betracht kommenden Tatsachen sind neuerdings in übersichtlicher Weise verwertet worden in der Arbeit von Fr. N. Schulz: „Die Gröfse des Eiweifsmoleküls.“ Jena 1903.

durch die sehr feinen Poren der Membran hindurchgehen könnte, während den kleinen Molekülen der Salze kein Hindernis im Wege steht. Für die chemische Untersuchung der Eiweifskörper ist übrigens diese Eigenschaft von praktischer Bedeutung, denn man kann durch Dialyse die Eiweifskörper von allen Salzen, die etwa mit ihnen zusammen in Lösung sind, immer leicht trennen.

Der Umstand, dafs die Eiweifskörper und eine Reihe anderer Substanzen, die sich ähnlich verhalten, nicht durch Membranen diffundieren, hat zu der Vorstellung geführt, dafs diese Körper im Gegensatz zu den Stoffen, welche durch Membranen diffundieren, keine wirklichen Lösungen bilden, sondern sich nur scheinbar im Wasser auflösen. In Wirklichkeit sei ihre scheinbare Löslichkeit nur eine sehr weitgehende Quellbarkeit. In der Tat besitzen die Eiweifskörper in getrocknetem Zustand die Fähigkeit, sehr grofse Mengen Wasser aufzunehmen und dadurch immer mehr und mehr aufzuquellen. Graham[1]) hat daher schon 1861 diese Stoffe als „Kolloïdsubstanzen“



I *II* *III*

Fig. 41. Hämoglobinkristalle. *I* vom Menschen, *II* vom Meerschweinchen, *III* vom Eichhörnchen. Nach Kirkes.

den „kristalloïden“ Körpern gegenübergestellt, und diese Unterscheidung ist seitdem allgemein angenommen worden. Die Kolloïde sollten nur quellbar sein und nicht kristallisieren; die Kristalloïde dagegen sollten wirklich löslich sein und kristallisieren können. Allein, es ist kaum statthaft, eine solche scharfe Unterscheidung zu treffen. Einerseits nämlich finden sich Eiweifskörper, welche echte Kristalle bilden können, wie die bereits genannten Eiweifskörper in den Kürbiskernen, die als Aleuronkörner in Pflanzensamen weit verbreitet vorkommen, und wie ferner das Hämoglobin der roten Blutkörperchen. Schüttelt man z. B. geschlagenes Meerschweinchenblut längere Zeit mit etwas Äther, wodurch das Hämoglobin aus der Substanz der roten Blutkörperchen ausgezogen und in die Blutflüssigkeit übergeführt wird, und läfst man einen Tropfen dieser Flüssigkeit auf einer Glasplatte langsam verdunsten, oder noch besser, vermischt man etwas Meerschweinchenblut mit Kanadabalsam, der in Äther gelöst ist, auf einem Objektträger und bedeckt das Ganze sogleich mit einem Deckgläschen, so scheiden sich allmählich sehr zierliche tetraëderförmige Kristalle aus (Fig. 41 *II*), die reines Hämoglobin vorstellen. Ebenso ist es in neuerer Zeit gelungen, auch eine ganze Reihe anderer Eiweifskörper zur Kristallisation zu bringen. Anderseits aber lassen sich die Eiweifskörper durch Einwirkung

[1]) Graham, in Philosophical transactions. Vol. 151. Part I, 1861.

bestimmter Reagentien überführen in Modifikationen, welche durch Membranen diffundieren, ohne dabei die chemischen Eigenschaften der Eiweifskörper verloren zu haben. Diese Modifikationen, die z. B. die Eiweifskörper unter dem Einflufs der Verdauungssäfte des Magens und des Pankreas im Körper erleiden, werden als „Peptone“ bezeichnet, und man weifs, dafs sie durch Spaltung des ursprünglichen Eiweifsmoleküls unter Wasseraufnahme entstehen, dafs sie die Hydrate der ursprünglichen Eiweifskörner vorstellen. Aus dieser Tatsache ergibt sich eine wichtige Schlufsfolgerung. Da das Eiweifsmolekül, das ursprünglich wegen seiner enormen Gröfse nicht diffusibel ist, bei der Peptonisierung gespalten wird in Peptonmoleküle, die viel kleiner und daher diffusibel sind, die aber in chemischer Beziehung die Eigenschaften der Eiweifskörper haben, so folgt daraus, dafs das Eiweifsmolekül kein einfaches Molekül ist, sondern ein polymeres Molekül, d. h. ein Molekül, das aus einer kettenartigen Verknüpfung vieler gleichartiger Moleküle besteht. Bei dem Übergang in den Peptonzustand zerfällt das Eiweifsmolekül unter Wasseraufnahme in die einzelnen gleichartigen Atomgruppen, die zwar noch sämtlich die chemischen Eigenschaften der Eiweifskörper haben, aber viel kleinere Moleküle vorstellen. Die Unfähigkeit der Eiweifskörper, durch Membranen zu diffundieren, hängt also einzig und allein von ihrer Polymerie ab, und wir haben ganz analoge Fälle auch in der anorganischen Natur, wo wir z. B. die kolloïde Modifikation der Kieselsäure wegen ihrer Polymerie nicht durch Membranen diffundiren sehen.

Mit der Polymerie des gewöhnlichen Eiweifsmoleküls hängt vielleicht eine weitere physikalische Eigentümlichkeit zusammen, die fast allen Eiweifskörpern mit Ausnahme weniger Stoffe dieser Gruppe, wie z. B. der Peptone, zukommt, das ist die Fähigkeit, zu gerinnen, zu koagulieren. Die Gerinnung besteht in einem Übergang des Eiweifs aus dem gelösten in einen festeren Zustand innerhalb des Lösungsmittels. Ein Mittel, das fast alle Eiweifskörper zur Gerinnung bringt, ist das Kochen. In einem frischen Hühnerei ist das Eiweifs in einer dicken, klaren, fadenziehenden Lösung vorhanden. Im gekochten Hühnerei dagegen ist es zu einer festen, weifsen, undurchsichtigen Masse geworden, es ist koaguliert. Aus dünnen Lösungen kann sich das Eiweifs beim Kochen in Gestalt von feinen geronnenen Flocken ausscheiden. Indessen auch andere Mittel bringen das Eiweifs in seinen Lösungen zur Gerinnung und fällen es unter Trübung der Flüssigkeit durch Koagulation aus, wie z. B. gewisse organische Säuren und Alkohol. Dafs die Koagulationsfähigkeit mit der Polymerie in irgend einem Zusammenhang steht, dafür scheint die Tatsache zu sprechen, dafs auch anorganische, polymere Moleküle, wie die eben erwähnte Kieselsäure, in wässeriger Lösung zu einer Gallerte gerinnen können. Stellt man z. B. Kieselsäure dar, indem man zu einer Lösung von kieselsaurem Natron Salzsäure hinzusetzt, wobei neben Kochsalz freie Kieselsäure entsteht, so kann man durch Dialyse die Kieselsäure von dem Kochsalz trennen, da sie als polymerer Körper mit sehr grofsen Molekülen im Gegensatz zu der Kochsalzlösung nicht durch Membranen diffundiert. Diese Kieselsäurelösung kann man aber durch Zuleiten einiger Kohlensäureblasen sofort in eine geronnene gallertähnliche Masse verwandeln.

Mineralsäuren und Metallsalze fällen die Eiweifskörper und ver-

ändern ebenso wie Alkalien ihre Eigenschaften tiefgehend. Es resultieren dabei Acidalbumine (Syntonin), Metallalbuminate und Alkalialbuminate, die man zusammen als „denaturierte“ Eiweifskörper den „nativen“ gegenüber zu stellen pflegt.

Da unsere Kenntnis von der chemischen Zusammensetzung der Eiweifskörper bisher noch eine sehr lückenhafte ist, so fehlen uns vorläufig auch noch die Anhaltspunkte, um bestimmte chemische Reaktionen mit ihnen zu machen. Trotzdem hat man empirisch eine Reihe von Eiweifsproben ermittelt, die für die Eiweifskörper charakteristisch sind und so in Zweifelfällen die Anwesenheit von Eiweifs ermitteln lassen. Was bei diesen Eiweifsproben das Eiweifsmolekül für chemische Umsetzungen erfährt, darüber ist freilich kaum etwas bekannt. Die gebräuchlichsten Eiweifsproben, von denen eine allein indessen nicht ausreichen würde, um mit vollkommener Sicherheit den Eiweifsnachweis zu führen, sind folgende:

1. Die Xanthoproteïnprobe, die darin besteht, dafs eine Eiweifslösung durch Kochen mit Salpetersäure gelb gefärbt wird, eine Farbe, die bei Zusatz von Ammoniak in Orange übergeht.
2. Die Biuretprobe: Macht man eine Eiweifslösung mit Kali- oder Natronlauge alkalisch, so nimmt sie im Kalten bei Zusatz eines Tropfens Kupfersulfatlösung eine klare, violette Farbe an.
3. Die Millonsche Probe: Mit einer Lösung von Quecksilbernitrat und etwas salpetriger Säure längere Zeit gekocht, wird das Eiweifs rosenrot gefärbt.
4. Die Adamkiewiczsche Probe: Eine starke Eiweifslösung mit Eisessig versetzt, zeigt bei Zusatz von konzentrierter Schwefelsäure an der Grenzfläche beider Flüssigkeiten rote und violette Ringe.
5. Die Molischsche Probe: Eine Eiweifslösung mit einer alkoholischen Thymollösung versetzt, zeigt bei Zusatz von konzentrierter Schwefelsäure eine Rotfärbung.
6. Die Salzsäureprobe: Kochen mit konzentrierter Salzsäure löst die koagulierten Eiweifskörper unter Violettfärbung der klaren Flüssigkeit.
7. Die Ferrocyankaliumprobe: Eine Eiweifslösung, die mit Essigsäure versetzt ist, zeigt bei Zusatz von etwas Ferrocyankaliumlösung eine weifse Trübung.
8. Die Schwefelbleiprobe: Eine durch Kali- oder Natronlauge alkalisch gemachte Eiweifslösung liefert beim Kochen mit Bleiacetat einen schwarzen Niederschlag bezw. eine Braunfärbung von Schwefelblei.
9. Die Jodprobe: Als gutes mikroskopisches Erkennungsmittel der Eiweifskörper dient Zusatz von Jodtinktur oder einer Lösung von Jod in Jodkalium. Durch das Jod werden die Gerinnsel gelbbraun gefärbt.

Aufser diesen Proben ist noch eine grofse Reihe anderer von verschiedenen Forschern angegeben worden, die aber in einzelnen Fällen im Stich lassen.

Man hat nun aus einigen dieser Proben gewisse Anhaltspunkte gewonnen für die Anwesenheit bestimmter Atomgruppen im Eiweifsmolekül. So deutet z. B. die Millonsche Probe darauf hin, dafs ein aromatischer Atomkomplex im Eiweifsmolekül enthalten ist, denn die

Millonsche Probe geben alle Benzolderivate, bei denen ein Wasserstoffatom durch eine Hydroxylgruppe vertreten ist. Die Anwesenheit einer oder mehrerer aromatischer Gruppen wird auch angedeutet durch die Probe von Adamkiewicz, die gleichzeitig noch auf das Vorhandensein einer Kohlehydratgruppe im Eiweifsmolekül hinweist. Die Probe von Adamkiewicz ist eine sogenannte Furfurolreaktion. Bei Einwirkung von konzentrierter Schwefelsäure auf Kohlehydrate entsteht nämlich ein farbloser Körper, das Furfurol, das in Verbindung mit aromatischen Komplexen eine prächtige Purpurfärbung liefert. Es zeigt also das Auftreten der Furfurolreaktion bei der Adamkiewiczschen Probe sowohl die Anwesenheit von aromatischen Komplexen als auch von Kohlehydratgruppen im Eiweifsmolekül an. Auf das Vorhandensein der letzteren deutet auch die Probe von Molisch, der ebenfalls eine Furfurolreaktion zu Grunde liegt, hin, bei der mit dem Thymol an sich schon eine aromatische Verbindung in die Probe eingeführt wird. Diese Schlüsse aus den Eiweifsproben auf die Anwesenheit von aromatischen Komplexen und Kohlehydratgruppen im Eiweifsmolekül erfahren aber eine gute Stütze in den Ergebnissen der Spaltungsversuche. Es hat sich bei der Spaltung der verschiedensten Eiweifskörper herausgestellt, dafs gewisse Spaltungsprodukte auftreten, die als primäre Zersetzungsprodukte des Eiweifsmoleküls betrachtet werden müssen. Darunter befinden sich vor allem gewisse Amidosäuren, die den aromatischen Gruppen des Eiweifsmoleküls entstammen, und in neuerer Zeit ist es ferner mehrfach gelungen, auch Kohlehydrate direkt aus Eiweifskörpern zu gewinnen. Somit sind jetzt wenigstens die ersten Anfänge für die Erkenntnis des Aufbaues der Eiweifskörper gemacht. Für eine genauere Orientierung über diese Fragen verweise ich auf das vor kurzem erschienene ausgezeichnete Buch von Cohnheim[1]) über die Eiweifskörper und auf den bekannten Vortrag über den Bau des Eiweifsmoleküls, den Hofmeister[2]) kürzlich auf der Naturforscherversammlung zu Karlsbad gehalten hat.

Man kann unter den nativen Eiweifskörpern nach dem verschiedenen Verhalten ihrer Löslichkeit im Wasser zwei Gruppen unterscheiden, die Albumine und Globuline.

Die Albumine sind in reinem Wasser ohne weiteres löslich. Zu ihnen gehört z. B. das Eieralbumin, welches die grofse Masse des Eiereiweifs bildet, ferner das Serumalbumin, ein Albuminkörper, der in der Blutflüssigkeit enthalten ist, das Muskelalbumin, der in Wasser lösliche Eiweifskörper der Muskelzellen, und das Pflanzenalbumin, das im Zellsaft der Pflanzenzellen gelöst ist.

Die Globuline sind nur in Wasser löslich, wenn dasselbe neutrale Salze, aber nicht bis zur Sättigung enthält. Sättigt man dagegen eine Globulinlösung mit Salzen, so fällt das Globulin in Flocken aus, eine Erscheinung, die als „Aussalzen“ bezeichnet wird, und ebenso fällt das Globulin aus, wenn man die Lösung durch Diffusion im Dialysator von den Salzen ganz befreit. Zu den Globulinen gehört z. B. das Serumglobulin, das ebenfalls in der Blutflüssigkeit gelöst ist, ferner das Fibrinogen, der dritte Eiweifskörper des Blutes, der beim Stehenlassen des Blutes aufserhalb der Blutgefäfse schon von selbst zu Fibrinflocken und -fasern gerinnt, dann das Myosin, der

[1]) O. Cohnheim: „Chemie der Eiweifskörper.“ Braunschweig 1900.

[2]) F. Hofmeister: „Über den Bau des Eiweifsmoleküls.“ In Verhandl. d. Ges. deutscher Naturf. u. Ärzte zu Karlsbad 1902.

Globulinkörper der Muskeln, der ebenso beim Stehenbleiben von selbst koaguliert, eine Erscheinung, die z. B. im absterbenden Muskel bei der Totenstarre eintritt, und schliefslich das Pflanzenglobulin, das dem Inhalt der Getreidekörner seine klebrige Beschaffenheit verleiht und daher auch als „Kleber“ bezeichnet worden ist.

Neben den einfachen Eiweifskörpern kennen wir aber auch Eiweifsverbindungen. Bei diesen Verbindungen der Eiweifskörper, die man auch als „Proteïde“ den einfachen Eiweifskörpern oder Proteïnen gegenübergestellt hat, verhält sich das Eiweifsmolekül chemisch im allgemeinen wie eine schwache Säure, und man kann es durch Zusatz stärkerer Säuren vielfach aus seinen Verbindungen verdrängen, wobei die stärkere Säure an seine Stelle tritt. Dann wird das Eiweifs frei. Eine Gruppe der Eiweifsverbindungen lernten wir bereits kennen, die Hämoglobine, die im Blut eine so hervorragende Rolle spielen und durch ihren Eisengehalt charakterisiert sind. Die verbreitetsten Verbindungen aber, in denen die Eiweifskörper ausnahmslos in jeder Zelle auftreten, sind die Nukleïne. Die Nukleïne stellen, wie Altmann[1]) gezeigt hat, Verbindungen von Eiweifs mit Nukleïnsäure vor, einer Säure, die selbst eine Verbindung ist von Phosphorsäure mit eigentümlichen basischen Körpern, den sogenannten Nukleïnbasen: Guanin, Adenin, Xanthin und Hypoxanthin. Indessen auch die Nukleïne können wieder weitere Verbindungen eingehen, und zwar nochmals mit Eiweifs, und diese äufsert komplizierten Verbindungen werden als Nukleoproteïde bezeichnet. Den Nukleïnen und Nukleoproteïnen durch ihren Phosphorgehalt ähnlich sind die Gruppen der Pseudonukleïne (Paranukleïne) und Pseudonukleoproteïde (Paranukleoproteïde), die aber scharf von den echten Nukleïnen und Nukleoproteïden unterschieden sind dadurch, dafs sie keine Nukleïnsäuren enthalten. Ein solches an Kalk gebundenes Pseudonukleoproteïd ist das Kaseïn, ein Körper, der den physiologischen Chemikern lange Zeit Schwierigkeiten gemacht hat. Das Kaseïn ist das an Kalk gebundene Nukleoalbumin der Milch, das zum Käse verarbeitet wird und die Eigentümlichkeit hat, beim Kochen der Milch nicht zu gerinnen, während es, wenn man es etwa durch Essigsäure von dem Kalk trennt, sofort ausfällt. Auch die im Eidotter enthaltenen Vitelline gehören, wie es scheint, zu den Pseudonukleoproteïden. Eine vierte Gruppe von Eiweifsverbindungen sind die Glykoproteïde, in denen das Eiweifs mit einem Kohlehydrat verbunden ist und unter denen vor allem das in den Zellen der Schleimdrüsen enthaltene Mucin, der Schleim, eine wichtige Rolle spielt.

Von besonderem Interesse erscheint es, dafs in der lebendigen Substanz der Zelle die Eiweifsverbindungen bei weitem die Hauptrolle spielen. Während man früher und vielfach noch heute die Vorstellung hatte, dafs die Hauptmasse des Protoplasmas aus nativem Eiweifs besteht, haben schon Reinke und Krätzschmar[2]) gezeigt, dafs es „lebenstätiges Protoplasma gibt, in welchem sich keine Spur von Eiweifsstoffen nachweisen läfst“. So besitzt der Zellkörper der Alge Vaucheria „ein durchaus eiweifsloses Protoplasma“. Spätere Unter-

---

[1]) Altmann: Über Nukleïnsäuren.“ Arch. f. Physiol. von Du Bois-Reymond 1889.

[2]) Reinke und Krätzschmar: „Studien über das Protoplasma.“ Zweite Folge. In Untersuchungen aus dem botanischen Laboratorium d. Univ. Göttingen. III, 1883.

suchungen von Hammarsten [1]) und Lilienfeld [2]) haben das für verschiedene andere Objekte bestätigt, und neuerdings hat Sosnowski [3]) wieder das gleiche bei einzelligen Organismen gefunden. Die Hauptmasse des Protoplasmas besteht nicht aus reinen Eiweifskörpern, sondern aus komplizierten Eiweifsverbindungen, die zum Teil ganz andere Eigenschaften haben wie die ersteren. Wir müssen endlich den althergebrachten Gedanken fallen lassen, dafs das Protoplasma der Zelle einen einfachen Eiweifsklumpen vorstelle. Die Nukleoalbumine und verwandte Verbindungen, wie das noch gänzlich unerforschte „Plastin" Reinkes, spielen im Protoplasma der meisten Zellen die Hauptrolle. Dabei ist aber immer zu berücksichtigen, dafs wir es bei der chemischen Untersuchung mit abgetötetem Protoplasma zu tun haben.

* * *

Neben den echten Eiweifskörpern und ihren Verbindungen, die wir soeben charakterisiert haben, existiert schliefslich eine Anzahl von Körpern, die sich in mancher Beziehung ähnlich verhalten wie die Eiweifskörper und deshalb als Albuminoïde bezeichnet worden sind. Die Gruppe der Albuminoïde ist eine wahre Rumpelkammer in der physiologischen Chemie. Sie enthält die verschiedenartigsten Körper, die teilweise wohl Verbindungen von Eiweifskörpern, teilweise Körper von ähnlicher Konstitution wie die Eiweifskörper sind, die aber in ihrem chemischen Verhalten viel weniger Gleichartigkeit zeigen und noch viel weniger bekannt sind als die Eiweifskörper selbst. Vor allem gehört zu den Albuminoïden ein grofser Teil derjenigen Stoffe, die von der Zelle produziert werden, um als Skelettsubstanzen zur Stütze weicherer Teile des Organismus zu dienen. Ein näheres Eingehen auf die bisher bekannten Reaktionen, welche die einzelnen der zahlreichen Albuminoïdkörper liefern, würde zu weit führen und für unseren Zweck überflüssig sein [4]). Es genügt, einige der wichtigsten Körper, die sämtlich in festem, ungelöstem Zustande auftreten, hier anzuführen. Solche zu den Albuminoïden gezählte Körper sind das Keratin, das in den meisten, von den Epidermiszellen der Haut produzierten Horngebilden (Hörner, Hufe, Haare, Federn, Nägel etc.) enthalten ist, das Elastin, das die elastischen Fasern der Zellen des Bindegewebes und das mächtige gelbe Nackenband zusammensetzt, das Kollagen, das die organische Grundsubstanz der Knochen und Knorpel ausmacht und unter Wasseraufnahme beim Kochen in Leim übergeht, das Spongin, die Skelettsubstanz der Badeschwämme, das Konchiolin, die organische Substanz der Muschel- und Schneckenschalen, das Korneïn, die der Korallen, und viele andere Substanzen, die besonders bei wirbellosen Tieren skelettbildend auftreten.

Auch die unter pathologischen Verhältnissen von den Zellen der Milz, Niere und anderen Organen gebildete Amyloïdsubstanz ist

---

[1]) Hammarsten: „Studien über Mucin." In Pflügers Arch. Bd. 36, 1885.

[2]) Lilienfeld: „Beiträge zur Chemie der Leukocyten." In Zeitschr. f. physiol. Chemie. Bd. 18, 1894.

[3]) Sosnowski: „Beiträge zur Chemie der Zelle." In Zentralblatt f. Physiologie. Bd. 13, 1899.

[4]) Eine Übersicht und zugleich die einschlägige Litteratur findet sich in Neumeister: „Lehrbuch der physiologischen Chemie." Teil I, 2. Aufl. Jena 1897, sowie in Cohnheim: „Chemie der Eiweifskörper." Braunschweig 1900.

vorläufig den Albuminoïden beizuzählen, und schliefslich werden zu den Albuminoïden vielfach auch eine Reihe hochkomplizierter stickstoffhaltiger Körper gerechnet, die jedenfalls Derivate der Eiweifskörper sind und im Leben des Organismus, vor allem für die Verdauung, die gröfste Bedeutung besitzen. Das sind die gelösten Fermente oder Enzyme, wie z. B. das Pepsin, das die Drüsenzellen des Magens, das Ptyalin, das die Zellen des Pankreas und der Speicheldrüsen, das Trypsin, das ebenfalls die Pankreaszellen produzieren, und viele andere. Auf die Eigentümlichkeiten dieser Körper und ihre Rolle im Leben des Organismus werden wir an einer anderen Stelle näher einzugehen haben.

* * *

Die hier gegebene Charakterisierung der Eiweifskörper und ihrer Verbindungen würde also etwa zu folgender Klassifikation derselben führen, die natürlich wie alle Klassifikationen bis zu einem gewissen Grade willkürlich ist und auch nur den augenblicklichen Stand unserer Kenntnisse in einem provisorischen Schema zum Ausdruck bringen soll.

Eiweifskörper.

I. Native Eiweifskörper:
   - Albumine.
   - Globuline.

II. Denaturierte Eiweifskörper:
   - Geronnenes Eiweifs.
   - Alkalialbuminate.
   - Säurealbumine.
   - Metallalbuminate.

III. Hydrolytisch gespaltene Eiweifskörper:
   - Albumosen.
   - Peptone.

Eiweifsverbindungen.

I. Hämoglobine.
II. Nukleïne.
III. Nukleoproteïde.
IV. Pseudonukleïne (Paranukleïne).
V. Pseudonukleoproteïde (Paranukleoproteïde).
VI. Glykoproteïde.

Albuminoïde Substanzen.

I. Skelettine.
II. Amyloïdsubstanz.
III. Emzyme(?).

* * *

Als ständige Begleiter der Eiweifskörper im Organismus treten gewisse Abkömmlinge des Eiweifses auf, die wir in zwei Gruppen, nämlich in stickstoffhaltige und stickstofffreie Spaltungsprodukte, trennen und an dieser Stelle verzeichnen können. Werfen wir zuerst einen Blick auf die stickstoffhaltigen Spaltungsprodukte, so treten wir mit ihnen bereits in die Reihe derjenigen Stoffe ein, deren chemische Konstitution schon genauer bekannt

ist. Es sind das die sogenannten „Stoffe der regressiven Eiweifsmetamorphose“. Dahin gehören z. B. die bei der Eiweifsverdauung unter dem Einfluſs des Pankreastrypsins auftretenden Spaltungsprodukte, unter denen die Amidosäuren Leucin (Amidokapronsäure), Tyrosin (Para-Oxyphenylamidopropionsäure) und Asparaginsäure (Amidobernsteinsäure) die Hauptrolle spielen. Dahin gehören aber vor allem auch die bei höheren Tieren durch den Harn in gröfserer Menge ausgeschiedenen Stoffe. Unter diesen steht in erster Reihe der Harnstoff $(NH_2)_2CO$, der von allen stickstoffhaltigen Endprodukten der Eiweifszersetzung das stickstoffreichste ist, und dessen künstliche Synthese bereits Wöhler im Jahre 1828 gelang. Nächst dem Harnstoff ist der wichtigste Stoff die Harnsäure $C_5H_4N_4O_3$; ihr reiht sich die Hippursäure an und das aus der Eiweifszersetzung in den Muskeln stammende Kreatin und Kreatinin. Ferner sind die bereits erwähnten Nukleïnbasen, wie Xanthin, Hypoxanthin oder Sarkin, Adenin und Guanin, als Endprodukte der Zersetzung von Nukleïnen im lebendigen Organismus angetroffen worden, von denen namentlich das letztere, an Kalk gebunden, sehr häufig in den Hautzellen von Amphibien und Fischen vorkommt, in denen seine Kristalle den bekannten Silberglanz erzeugen. Schliefslich ist noch eine Gruppe stickstoffhaltiger Körper, die Lekithine, welche den Fetten nahe stehen, aber phosphorsäurehaltig sind und nach Hoppe-Seyler wahrscheinlich in keiner lebendigen Zelle fehlen, als Spaltungsprodukte der Eiweifskörper und speziell wohl der phosphorhaltigen Proteïde zu betrachten, mit denen sie zusammen vorkommen.

Unter den stickstofffreien Endprodukten der Eiweifszersetzung steht allen voran die von jeder Zelle produzierte Kohlensäure. Ferner sind wichtig die Milchsäure, die Oxalsäure und die Schwefelsäure. Auch haben wir jedenfalls als Derivate von Eiweifsverbindungen die Cholestearine anzusehen, die in aller lebendigen Substanz vorzukommen scheinen, aber nur unter bestimmten Verhältnissen in Form von perlmutterglänzenden Schüppchen zu gröfserer Anhäufung gelangen, wie z. B. an der Oberfläche der Haut und am Schnabel der Vögel, sowie in pathologischen Zuständen als Gallensteine in der Galle. Ihrer chemischen Natur nach sind die Cholestearine einwertige Alkohole, die mit Fettsäuren fettähnliche Verbindungen eingehen können wie z. B. das Lanolin.

b. Die Kohlehydrate.

Im Gegensatz zu den Eiweifskörpern sind die Kohlehydrate frei von Stickstoff. Ihr Molekül enthält nur die drei Elemente: Kohlenstoff, Wasserstoff und Sauerstoff, und zwar bei den natürlichen Kohlehydraten immer in der typischen Weise, dafs die Anzahl der Kohlenstoffatome entweder fünf oder sechs oder ein Mehrfaches davon beträgt, weswegen diese Gruppen den Namen „Pentosen“ und „Hexosen“ erhalten haben, während die Anzahl der Wasserstoffatome stets das Doppelte von der Anzahl der Sauerstoffatome gibt, so dafs also Wasserstoff und Sauerstoff in demselben gegenseitigen Verhältnis wie im Wasser vorhanden sind, ein Umstand, der eben zu der Bezeichnung „Kohlehydrate“ geführt hat. Die Kohlehydrate sind zwar ebenfalls weit verbreitet und besitzen namentlich für den Aufbau der lebendigen Substanz in den Pflanzenzellen eine sehr grofse Bedeutung, aber es

gibt doch Formen der lebendigen Substanz, in denen freie Kohlehydrate nicht nachgewiesen werden konnten; sie sind also nicht allgemeine Bestandteile der lebendigen Substanz. Die Gruppe der Kohlehydrate bietet ferner chemisch bei weitem einfachere Verhältnisse als die der Eiweifskörper, und ist namentlich durch die klassischen Arbeiten von Emil Fischer [1]) in neuerer Zeit mehr und mehr aufgeklärt worden, so dafs wir uns in einem kurzen Überblick die wesentlichsten Momente leicht vorführen können.

Von den beiden Gruppen der natürlich vorkommenden Kohlehydrate haben die Pentosen bisher noch kein besonderes physiologisches Interesse gewonnen. Dagegen spielen eine ungemein wichtige Rolle in der ganzen organischen Welt die Hexosen. Wie alle Kohlehydrate haben die Hexosen entweder Aldehyd- oder Keton-Natur, d. h. sie besitzen in ihrer Kohlenstoffkette endweder die endständige Aldehydgruppe $-C\langle{}^{H}_{O}$ oder die zwischen zwei Kohlenstoffatome eingefügte Ketongruppe $C{=}O$. Man spricht daher von Aldohexosen und von Ketohexosen. Als Beispiele mögen dienen:

Aldohexosen:		Ketohexose:
CHO	CHO	CH_2OH
H—C—OH	HO—C—H	C=O
HO—C—H	H—C—OH	HO—C—H
H—C—OH	H—C—OH	H—C—OH
H—C—OH	HO—C—H	H—C—OH
CH_2OH	CH_2OH	CH_2OH
d—Glukose	l—Galaktose	d—Fruktose

Man kann die Hexosen einteilen in Monosaccharide, Disaccharide und Polysaccharide, von denen die beiden letzten Gruppen verschiedene Anhydritformen der ersten Gruppe sind.

Die Monosaccharide haben sämtlich die Formel $C_6H_{12}O_6$. Zu den Monosacchariden gehören hauptsächlich der Traubenzucker (Dextrose oder Glukose) und der Fruchtzucker (Lävulose oder Fruktose), beide in Pflanzensäften, ersterer in grofser Menge auch in tierischen Geweben weit verbreitet, sowie ein aus dem Milchzucker (Laktose) gewonnenes Monosaccharid, die Galaktose. Eine der bemerkenswertesten Eigenschaften der Monosaccharide besteht darin, dafs sie leicht Sauerstoff aus ihrer Umgebung aufnehmen und infolgedessen sauerstoffreiche Körper reduzieren, eine Eigentümlichkeit, auf der die wichtigsten Proben zu ihrer Erkennung beruhen. Die zuverlässigsten dieser Reduktionsproben sind die Trommersche Probe und die Böttgersche Probe. Die Ausführung dieser Proben im Reagenzglas ist sehr einfach. Die erstere besteht nämlich darin, dafs von einer alkalisch gemachten Traubenzuckerlösung Kupferoxydhydrat zu Kupferoxydul reduziert wird. Setzt man daher zu einer mit Kali-

[1]) Emil Fischer in Ber. d. Deutsch. chemischen Gesellsch. Bd. 23, 1890 u. ff.

oder Natronlauge alkalisch gemachten Zuckerlösung wenige Tropfen einer stark verdünnten Kupfersulfatlösung, bis eine tiefblaue Färbung von Kupferoxydhydrat entsteht, so wird beim Kochen das Kupferoxydhydrat zu gelbem Kupferoxydulhydrat oder rotem Kupferoxydul reduziert. Bei der Böttgerschen Probe setzt man zu der alkalisch gemachten Traubenzuckerlösung einige Tropfen basischer Wismutnitratlösung; dann wird die letztere beim Kochen zu schwarzem metallischem Wismut reduziert. Eine weitere sehr charakteristische Eigentümlichkeit des Traubenzuckers ist seine Gärungsfähigkeit. Er wird nämlich durch Hefezellen[1]) (Saccharomyces) gespalten in Alkohol und Kohlensäure:

$$C_6H_{12}O_6 = 2C_2H_5OH + 2CO_2.$$

Man stellt solchen Gärungsversuch am besten in einem Gärungsgläschen (Fig. 42) an, indem man dasselbe mit einer Traubenzuckerlösung füllt, die mit frischer Bierhefe gemischt ist, so dafs die Flüssigkeit den langen, oben blind geschlossenen Schenkel des Gläschens vollständig ausfüllt. Bei einer Temperatur von ca. 30—40° C. tritt alsdann eine ziemlich energische Spaltung des Traubenzuckers ein, indem fortwährend wie in einem Glase Sekt kleine Kohlensäurebläschen aufsteigen und sich an dem oberen Ende ansammeln. Je mehr Kohlensäure sich oben ansammelt, um so mehr wird die Flüssigkeit aus dem langen Schenkel heraus in den kugligen Teil des Gläschens gedrängt, bis schliefslich der ganze lange Schenkel mit Kohlensäure gefüllt ist. Am Geruch der Flüssigkeit erkennt man ohne weiteres die Anwesenheit von Alkohol. Schliefslich sei noch eine Eigenschaft der Monosaccharide, die sie mit allen löslichen Kohlehydraten teilen, erwähnt, das ist ihre Fähigkeit, die Ebene des Polarisationsapparats zu drehen, und zwar, wie ihr Name bereits sagt, die Dextrose nach rechts, die Lävulose nach links.

Die Disaccharide können wir uns aus den Monosacchariden entstanden denken, indem zwei Moleküle der letzteren zusammengetreten sind und zusammen ein Molekül Wasser verloren haben, so dafs wir für sie die Formel gewinnen: $C_{12}H_{22}O_{11}$. Unter den Disacchariden sind vor allem bemerkenswert der Rohrzucker (Saccharose), der im Zellsaft des Zuckerrohres in grofsen Mengen enthalten ist, der Malzzucker (Maltose) aus dem Malz und der Milchzucker (Laktose), das Kohlehydrat der Milch. Durch gewisse Mittel, wie Kochen mit verdünnten anorganischen Säuren oder Einwirkung bestimmter Fermente kann man die Disaccharide unter Wasseraufnahme spalten, so dafs sie wieder in die entsprechenden Monosaccharide übergehen, die in ihrem Molekül zusammengekoppelt sind. So wird die Saccharose durch die „Invertase“ gespalten in ein Traubenzucker- und ein Fruchtzuckermolekül, die Maltose durch die „Maltase“ in zwei Traubenzuckermoleküle und die Laktose durch die „Laktase“ in ein Galaktose- und ein Traubenzuckermolekül. Bei Berührung mit gewissen Gärungserregern werden die Disaccharide zwar nicht direkt zur Gärung veranlafst, wohl aber zunächst durch die entsprechenden Fermente in Monosaccharide übergeführt, die nun ihrerseits der gärenden Wirkung dieser Organismen zugänglich sind. Dabei entsteht z. B. wenn man Bacterium lacticum als Gärungs-

[1]) Über den wirksamen Bestandteil der Hefezellen vergl. unten den Abschnitt über die „Fermente“.

erreger benutzt, aus den betreffenden Monosacchariden schliefslich Milchsäure:

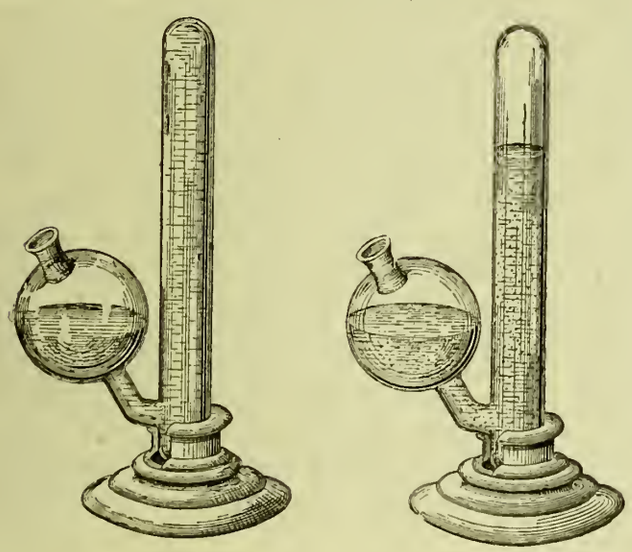
$$C_6H_{12}O_6 = 2C_3H_6O_3$$

ein Vorgang, der gegenüber der alkoholischen Gärung durch Hefepilze als Milchsäuregärung bezeichnet wird, und auf dem das Sauerwerden der offen an der Luft stehenden Milch beruht. Unter Einwirkung eines anderen Gärungserregers, des Bacillus butyricus, kann schliefslich die Milchsäure noch weiter zerlegt werden, und zwar in Buttersäure, Kohlensäure und Wasserstoff:

$$2C_3H_6O_3 = C_4H_8O_2 + 2CO_2 + 4H,$$

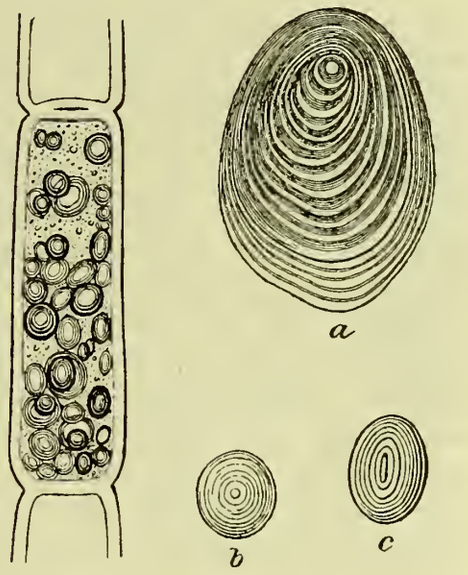
so dafs sich also der Alkohol- und Milchsäuregärung noch eine Buttersäuregärung zugesellt.

Die Polysaccharide schliefslich stellen noch weitergehende Anhydritstufen der Monosaccharide vor, indem sich mehrere Mono-



a *b*

Fig. 42. Gärungsröhrchen; *a* frisch gefüllt; *b* mit Kohlensäureentwicklung. In dem geraden Schenkel hat sich bereits ein Quantum Kohlensäure oben angesammelt.



I *II*

Fig. 43. *I* Pflanzenzelle mit Stärkekörnern. *II* Stärkekörner isoliert. *a* von der Kartoffel, *b* vom Mais, *c* von der Erbse.

saccharidmoleküle unter Austritt je eines Moleküls Wasser vereinigen, so dafs ihre Formel ein Mehrfaches von $C_6H_{10}O_5$ vorstellt. Unter den Polysacchariden befindet sich eine Reihe von Körpern, von denen die einen im Leben der Pflanzenzelle, die anderen in vielen tierischen Zellen eine wichtige Rolle spielen und weit verbreitet sind. Das ist vor allem die Stärke, die in Form von konzentrisch geschichteten Körnchen (Fig. 43) in allen grünen Zellen der Pflanzen auftritt, ferner das Glykogen, das als Schollen und Krümel besonders in den Zellen der Leber und der Muskeln, aber in geringer Menge auch in vielen anderen Gewebezellen vorkommt, und schliefslich die Cellulose, welche die Zellmembranen der Pflanzenzellen bildet und auch im Tierreiche in dem lederartigen Mantel der Tunikaten nachgewiesen worden ist. Diese Körper der Polysaccharidgruppe unterscheiden sich sämtlich voneinander in sehr charakteristischer Weise durch ihr Verhalten gegen Jodlösungen. Stärke wird nämlich durch Jod intensiv

blau, Glykogen mahagonibraun und Cellulose gar nicht, sondern nur bei Anwesenheit von Jod und Schwefelsäure blau gefärbt.

* * *

Neben den freien Kohlehydraten existieren schliefslich Verbindungen von Kohlehydraten in der lebendigen Substanz, z. B. mit Eiweifskörpern, von denen wir als Beispiel das Mucin bereits oben kennen gelernt haben.

Ebenso haben wir schon die wesentlichsten Zersetzungsprodukte der Kohlehydrate berührt, die, wie Milchsäure, Buttersäure, Kohlensäure etc., auch sämtlich in der lebendigen Substanz angetroffen werden können.

c. Die Fette.

Auch die Fette gehören nicht zu den allgemeinen Bestandteilen der lebendigen Substanz, sind aber hauptsächlich in tierischen Zellen weit verbreitet. Ebenso wie die Kohlehydrate sind die Fette stickstofffrei und enthalten nur die Elemente Kohlenstoff, Wasserstoff und Sauerstoff. Aber sie unterscheiden sich ihrer chemischen Natur nach wesentlich von den Kohlehydraten. Sie stellen nämlich sogenannte Ester vor, d. h. Verbindungen, in denen sich eine Säure mit einem Alkohol unter Wasseraustritt vereinigt hat. Der Alkohol, der allen Fetten zu Grunde liegt, ist das Glycerin $C_3H_5(OH)_3$, und die Säuren, die an das Glycerin gebunden sind, gehören der Fettsäurereihe an, deren allgemeine Formel $C_nH_{2n}O_2$ ist und die als Säuren charakterisiert sind durch den Besitz der Karboxylgruppe —COOH. Da das Glycerin einen dreiwertigen Alkohol repräsentiert, so sind in den neutralen Fetten immer drei Moleküle der Fettsäuren mit einem Molekül Glycerin zu Triglyceriden verbunden. Die allgemeine Formel der Fette ist daher:

$$C_3H_5(OH)_3+3C_nH_{2n}O_2-3H_2O.$$

Als Beispiele der Fettsäuren mögen hier angeführt sein die

Ameisensäure	=		H	COOH,
Essigsäure	=	C	H_3	COOH,
Propionsäure	=	C_2	H_5	COOH,
Buttersäure	=	C_3	H_7	COOH,
Valeriansäure	=	C_4	H_9	COOH,
Kapronsäure	=	C_5	H_{11}	COOH,
Palmitinsäure	=	C_{15}	H_{31}	COOH,
Margarinsäure	=	C_{16}	H_{33}	COOH,
Stearinsäure	=	C_{17}	H_{35}	COOH.

Daneben kommt noch die nicht zur normalen Fettsäurereihe gehörende Ölsäure $C_{17}H_{33}COOH$ an Glycerin gebunden vor in den verschiedenen Ölen.

Entsprechend dieser Zusammensetzung lassen sich die neutralen Fette, wie das z. B. im Organismus unter dem Einfluss verdauender Säfte geschieht, durch bestimmte Mittel unter Wasseraufnahme in ihre Bestandteile, d. h. in Glycerin und freie Fettsäuren, zerlegen. Diese Spaltung tritt z. B. ein, wenn man neutrale Fette mit alkalischen Flüssigkeiten, etwa Kali- oder Natronlauge, kocht. Dabei verbinden sich die freiwerdenden Fettsäuren mit dem Alkali und bilden die

sogenannten Seifen, die man als Kali-, Natron-, Kalkseifen etc. unterscheidet.

Die Fette sind sämtlich leichter als Wasser und lösen sich im Wasser nicht. Dagegen sind sie leicht löslich in Äther und Alkohol. Eine charakteristische Eigenschaft schliefslich, die für die mikroskopische Erkennung von Fetttröpfchen in der Zelle Bedeutung hat, ist ihre Fähigkeit, Überosmiumsäure zu reduzieren zu metallischem Osmium, das sich als schwarzer Überzug auf den Fettkügelchen ablagert. Indessen ist diese Osmiumsäurereaktion für die Fettdiagnose allein nicht als sicheres Kriterium zu verwenden, denn es gibt zweifellos noch andere reduzierende Stoffe, die unter gewissen Umständen sich durch Osmium schwärzen können. Daher ist die Osmiumreaktion des Fettes immer nur im Verein mit den anderen Momenten, Löslichkeit in Äther und Alkohol, starkes Lichtbrechungsvermögen etc., für die Diagnose zu benutzen.

d. Die anorganischen Bestandteile der lebendigen Substanz.

Ebenso wie wir unter den organischen Verbindungen der Zelle die unbedingt allgemeinen Bestandteile (Eiweifskörper) den speziellen (Kohlehydrate und Fette) gegenüberstellen konnten, so können wir auch unter den anorganischen dieselbe Scheidung treffen.

Das vorwiegende Interesse haben davon begreiflicherweise wieder die allgemeinen anorganischen Bestandteile, unter denen wir das Wasser, die Salze und die Gase unterscheiden.

Das Wasser ist derjenige Bestandteil der lebendigen Substanz, der ihren flüssigen Zustand erzeugt und dadurch die leichte Verschiebbarkeit der Teilchen ermöglicht, die unbedingt notwendig ist für das Zustandekommen der Lebensvorgänge. Es ist teils chemisch gebunden als „Konstitutionswasser“, teils frei als Lösungsmittel der verschiedensten Stoffe in der Zelle enthalten. Dementsprechend ist das Wasser in reichlicher Menge vorhanden, so dafs es an Gewicht durchschnittlich über 50 % der lebendigen Substanz ausmacht. Untersucht man z. B. den gesamten Wassergehalt des menschliehen Körpers, der bei der grofsen Mannigfaltigkeit der verschiedensten Gewebeformen eine gute Durchschnittszahl liefert, so findet man, wie sich besonders aus den eingehenden Untersuchungen Bezolds ergibt, etwa 59 % Wasser. Die verschiedenen Gewebe verhalten sich dabei sehr verschieden. So enthalten die Knochen nur etwa 22 %, die Leber 69 %, die Muskeln 75 % und die Nieren 82 % Wasser. Hiernach kann es nicht auffallen, wenn der Wassergehalt der lebendigen Substanz zwischen verschiedenen Tierarten noch viel mehr schwankt, und wenn wir zwischen den geringen Spuren von Wasser, die ein eingetrocknetes, aber noch lebensfähiges Rädertierchen enthält, und dem mehr als 98 % betragenden Wassergehalt gewisser, pelagisch lebender Rippenquallen alle Übergänge im Prozentgehalt antreffen.

Im Wasser gelöst finden sich ferner viele Salze, die in keiner lebendigen Substanz fehlen. Ganz besonders wichtig scheinen zu sein die Chlorverbindungen, sowie die kohlensauren, schwefelsauren und phosphorsauren Salze der Alkalien und alkalischen Erden, also vor allem das Chlornatrium (Kochsalz), Chlorkalium, Chlorammonium, sowie kohlensaures, schwefelsaures und phosphorsaures Natrium, Kalium, Magnesium, Ammonium und Calcium.

Schliefslich kommen von Gasen in aller lebendigen Substanz

vor: der Sauerstoff und die Kohlensäure und zwar, soweit sie nicht chemisch gebunden sind, fast stets in Wasser absorbiert, selten, wie z. B. bei manchen einzelligen Organismen, den Rhizopoden, in Form von Gasblasen.

Die speziellen anorganischen Bestandteile dieser oder jener Zellen bieten eine grofse Mannigfaltigkeit, indessen ist es für unsere Zwecke nicht notwendig, auf alle einzugehen. Auffallend ist aber, dafs in gewissen Zellen sogar freie Mineralsäuren auftreten, und zwar Salzsäure, die von bestimmten Zellen der Magendrüsen bei den Wirbeltieren produziert, und Schwefelsäure, die bei manchen Meeresschnecken von den Zellen der Speicheldrüsen ausgeschieden wird.

e. Verteilung der Stoffe auf Protoplasma und Kern.

So bedeutend die Fortschritte in der morphologischen Erkenntnis der Zelle in den letzten Jahren gewesen sind, und so eingehend uns die mikroskopische Forschung mit den feinsten Strukturverhältnissen der Zelle bekannt gemacht hat, so gering sind auf der anderen Seite unsere Kenntnisse von der chemischen Natur der einzelnen morphologischen Bestandteile. Hier ist der Punkt, wo die physiologische Mikrochemie mit ihrer Arbeit einsetzen mufs. Nur die Kombination von mikroskopischer Beobachtung und chemischer Reaktion ist im stande, die Brücke zu schlagen zwischen dem, was wir einerseits morphologisch als Grundsubstanz und mannigfaltig geformte Bestandteile im Protoplasma und Kern kennen gelernt haben, und dem, was uns anderseits die grobe chemische Analyse als Bestandteile der lebendigen Substanz überhaupt gezeigt hat. Diese Brücke zwischen Morphologie und Chemie der Zelle zu schlagen, ist eine schwierige Aufgabe, da die Mehrzahl der Reaktionen, die man im Reagenzglas bequem und leicht anstellen kann, unter dem Mikroskop bei der Kleinheit der Objekte teils sehr undeutliche Resultate gibt, teils ganz im Stiche läfst. Es bedarf also vor allem erst der Ausbildung feiner und zuverlässiger mikrochemischer Methoden. Dennoch sind die ersten Schritte in dieser Richtung bereits getan, und wir haben schon hier und dort begonnen, einen Einblick in die Verteilung der chemisch charakterisierten Stoffe im Zellinhalt zu gewinnen.

Es hat sich gezeigt, dafs das, was wir als morphologische Differenzierungen im Zellinhalt gefunden haben, sich auch chemisch different verhält. Vor allem haben die Untersuchungen von Miescher, Schwarz, Zacharias, Altmann, Kossel, Löwit, Malfatti und anderen ergeben, dafs charakteristische chemische Unterschiede bestehen zwischen den Bestandteilen, welche die beiden wesentlichen Zellelemente, das Protoplasma und den Kern, zusammensetzen.

Die Eiweifskörper, die allein die allgemeinen chemischen Zellbestandteile vorstellen, finden sich zwar sowohl im Protoplasma als im Zellkern, indessen hat man einen sehr bemerkenswerten Unterschied zwischen ihnen gefunden. Es hat sich nämlich herausgestellt, dafs sich im Kern ganz vorwiegend die phosphorsäurehaltigen Verbindungen der Eiweifskörper, und zwar speziell die reinen Nukleïne, finden[1]), die im Protoplasma dagegen ganz zu fehlen scheinen, während das Protoplasma seinerseits zum gröfsten Teile aufgebaut wird aus

[1]) Kossel: „Über die chemische Zusammensetzung der Zelle.“ Im Archiv für Physiologie von Du Bois-Reymond 1891.

den kompliziertesten Eiweifsverbindungen, vor allem den Nukleoalbuminen und Plastinen, wie den Glykoproteïden und verwandten Körpern. Um diese Tatsache zu erhärten, gibt es ein einfaches chemisches Mittel. Die Nukleïne sind nämlich, wie Miescher[1]) gezeigt hat, im Gegensatz zu anderen Eiweifskörpern und Eiweifsverbindungen resistent gegen die Verdauung mit Magensaft. Bringt man daher Zellen der verschiedensten Art mit künstlichem Magensaft zur Verdauung, so werden alle anderen Eiweifskörper verdaut und die Nukleïne bleiben übrig. Dabei findet man denn, dafs der ganze Protoplasmakörper verdaut wird, während die Zellkerne unter unbedeutender Volumenabnahme mit etwas zernagtem Kontur zurückbleiben und prüft man nun die zurückgebliebene Substanz des Kerns mit den bekannten Kernfärbemitteln, so zeigt sich, dafs das, was fehlt, der Kernsaft ist[2]) und vielleicht auch die achromatische Substanz, denn die ganze übrig bleibende Masse speichert die Kernfärbemittel mehr oder weniger stark auf. Daraus geht also hervor, dafs die chromatische Substanz und die Kernkörperchen aus Nukleïnen bestehen, während das Protoplasma der Zelle aus anderen Eiweifskörpern zusammengesetzt ist. Mit einer mikrochemischen Reaktion haben Lilienfeld und Monti[3]) in Kossels Laboratorium den Nachweis zu führen gesucht, dafs der Phosphor speziell im Zellkern lokalisiert ist. Setzt man zu einer phosphorsäurehaltigen Substanz molybdänsaures Ammon, so entsteht eine Verbindung, die Phosphormolybdänsäure, welche durch Einwirkung von Pyrogallol eine dunkle braunschwarze Färbung annimmt. In der Tat konnten Lilienfeld und Monti zeigen, dafs sich mittels dieser Reaktion in den verschiedenartigsten Zellen die Kerne schwarz färben, während das Protoplasma ungefärbt bleibt. Allein, es darf doch nicht unerwähnt bleiben, dafs bald darauf von Raciborski, Gilson und Heine der Einwand gegen die Reaktion erhoben worden ist, es handle sich dabei nur um eine Aufspeicherung des molybdänsauren Ammons im Kern, die etwa der Aufspeicherung der Kernfarbstoffe im Zellkern analog sei. Demnach werden wir zunächst noch vorsichtig sein müssen in den Schlufsfolgerungen, die sich aus dieser Reaktion ergeben.

Über die Lokalisation eisenhaltiger Proteïde in der Zelle hat besonders Macallum[4]) eine Reihe ausgezeichneter Untersuchungen gemacht, in denen er fand, dafs eisenhaltige Eiweifsverbindungen im Zellkern vorhanden sind, von hier aus aber sich, wie es scheint, auch im Protoplasma ausbreiten können. Dafs endlich im Protoplasma fast ganz ausschliefslich komplizierte Eiweifsverbindungen und meist gar keine einfachen nativen Eiweifskörper vorkommen, wurde oben[5]) schon erörtert.

Die Kohlehydrate scheinen auf das Protoplasma beschränkt zu sein; wenigstens sind bisher keine Kohlehydrate im Kern gefunden worden. Im Protoplasma dagegen treten die Kohlehydrate nicht

[1]) Miescher. Verhandl. d. naturforsch. Gesellsch. in Basel 1874.

[2]) Malfatti: „Zur Chemie des Zellkerns.“ In Ber. d. naturw.-med. Vereins zu Innsbruck. XX. Jahrg. 1891/92.

[3]) Lilienfeld und Monti: „Über die mikrochemische Lokalisation des Phosphors in den Geweben.“ In Zeitschr. f. physiolog. Chemie Bd. XVII, 1892.

[4]) Macallum: „On the distribution of assimilated iron compounds in animal and vegetable cells.“ In Anat. Journ. of Microsc. Soc. 1895.

[5]) Vergl. pag. 115.

selten als geformte Bestandteile auf, so z. B. das Glykogen in Form von Schüppchen und Krümchen im Protoplasma der Leberzellen, die Stärkekörner allgemein im Protoplasma aller grünen Pflanzenzellen und die Cellulose als Protoplasmaprodukt an der Oberfläche der Pflanzenzelle.

Von den Fetten gilt dasselbe wie von den Kohlehydraten. Im Zellkern scheinen sie ausnahmslos zu fehlen. Dagegen finden sie sich im Protoplasma als Fett- und Öltröpfchen weit verbreitet und sind immer an ihrem starken Lichtbrechungsvermögen oder in dubio an ihrer Schwärzung durch Überosmiumsäure und Löslichkeit in Äther und Alkohol zu erkennen.

Über die Verteilung der anorganischen Bestandteile der Zelle ist fast gar nichts bekannt. Nur von den Kaliverbindungen scheint es nach Untersuchungen von Vahlen, als ob sie ausschliefslich im Protoplasma, nicht im Zellkern, zu finden wären.

Das sind die spärlichen bisher bekannt gewordenen Tatsachen. Die grofse Masse der als Granula bezeichneten Stoffe des Protoplasmas sowie die gelösten Körper des Zellinhalts sind bisher ihrer chemischen Zusammensetzung nach noch völlig unbekannt. Hier eröffnet sich der physiologisch-chemischen Forschung der Zukunft ein unabsehbares Gebiet.

* * *

Fassen wir schliefslich die Hauptpunkte von allem, was unsere eingehende Untersuchung ergeben hat, zu einem übersichtlichen Bilde von der lebendigen Substanz zusammen, so können wir sagen: Die lebendige Substanz, wie sie jetzt auf der Erdoberfläche existiert, tritt nur auf in Form von teils einzeln lebenden, teils zu gröfseren zusammenhängenden Staaten vereinigten Elementarorganismen, den Zellen. Jede Zelle ist ein meist mikroskopisch kleines Klümpchen flüssiger Substanz, in der verschiedene, teils geformte, teils gelöste Bestandteile eingelagert sind. Als allgemeine Zellbestandteile, die in allen Zellen zu finden sind, können nur die dickflüssige Grundmasse selbst, das Protoplasma, und ein darin eingelagerter, etwas festerer Kern, der Zellkern, betrachtet werden. Ein Klümpchen Protoplasma mit einem Kern ist bereits eine vollständige Zelle und anderseits gibt es keine Zelle, die nicht Kern und Protoplasma besäfse. Ebenso, wie sich morphologisch in der lebendigen Zellsubstanz die verschiedensten Bestandteile nebeneinander unterscheiden lassen, ebenso sind in der lebendigen Substanz auch die verschiedensten chemischen Körper vorhanden. Die Elementarstoffe, aus denen die lebendige Substanz besteht, sind nur solche, wie sie auch in der unbelebten Körperwelt existieren, doch ist ihre Zahl eine geringe, und es sind hauptsächlich die Elemente mit niedrigstem Atomgewicht, welche die lebendige Substanz zusammensetzen. Ein besonderes Lebenselement existiert nicht. Dagegen sind viele Verbindungen, zu welchen diese Elementarstoffe zusammentreten, für die lebendige Substanz charakteristisch und finden sich zum grofsen Teile nicht in der anorganischen Welt. Vor allem sind es die Eiweifskörper, die kompliziertesten unter allen organischen Verbindungen, welche aus den Elementen C, H, O, N, S bestehen und in keiner lebendigen Substanz fehlen. Daneben kommen noch andere komplizierte organische Verbindungen, wie Kohlehydrate, Fette und einfachere Stoffe,

vor, die sämtlich entweder aus dem Zerfall der Eiweifskörper stammen oder zu ihrem Aufbau notwendig sind, sowie schliefslich anorganische Stoffe, wie Salze und das Wasser, das der lebendigen Substanz ihre flüssige Konsistenz gibt, mit der das Leben untrennbar verbunden ist.

Das ist in groben Zügen das Bild, dafs uns die anatomische, die mikroskopische, die physikalische und die chemische Untersuchung der lebendigen Substanz ergeben hat.

II. Lebendige und leblose Substanz.

Noch ist aber unsere Vorstellung von der lebendigen Substanz unfertig. Wir haben zwar ein Bild von ihrer Zusammensetzung bis in alle jetzt bekannten Einzelheiten hinein gewonnen, aber uns fehlt zum Gesamtbilde noch ein Punkt, ja, der wesentlichste Punkt. Worin liegt der charakteristische Unterschied zwischen lebendiger und lebloser Substanz? Die Frage ist inhaltsschwer, denn sie enthält nichts Geringeres als das Problem der ganzen Physiologie, jenes gewaltige Problem, das seit alter Zeit schon manchen grübelnden Geist unwiderstehlich gefesselt hat, und das noch heute den Forscher zwingt, seine Lebensarbeit der Lösung des uralten Rätsels zum Opfer zu bringen: das Problem des Lebens.

Wie wir schon früher sahen, ist der Begriff des Lebens nicht immer derselbe gewesen. Seit seiner Entstehung bei den Urvölkern hat er sich mannigfaltig verändert. Versuchen wir, ob es gelingt, den Begriff in wissenschaftlicher Weise zu fixieren, indem wir die Unterschiede zwischen lebendiger und lebloser Substanz aufsuchen.

Dies Unternehmen mufs sich naturgemäfs nach zwei Richtungen hin erstrecken, einmal auf die Unterschiede zwischen Organismen und anorganischen Stoffen, dann aber auch auf die Unterschiede zwischen lebendigen und toten Organismen, denn offenbar unterscheiden wir scharf zwischen Objekten, die niemals lebendig waren, wie z. B. einem Stein, und solchen, die gelebt haben und gestorben sind, also einer Leiche.

A. Organismen und anorganische Körper.

1. Morphologische Unterschiede.

Man hat bei der Vergleichung der Organismen mit den anorganischen Substanzen mit Vorliebe den Fehler begangen, den Organismus einem Kristall gegenüber zu stellen, statt ihn mit einer Substanz zu vergleichen, die ähnliche Konsistenz, überhaupt ähnliche physikalische Verhältnisse bietet wie die lebendige Substanz, also etwa mit einer dickflüssigen Masse. Aus diesem fehlerhaften Vergleich ist dann eine Reihe von Unterschieden entnommen worden, deren Unhaltbarkeit auf der Hand liegt.

So hat man gesagt, indem man die Kristalle im Auge hatte: Die anorganischen Körper haben nach einfachen mathematischen Gesetzen konstruierte Formen mit genau bestimmten Winkeln, Ecken und Kanten, während die Organismen mathematisch nicht darstellbare Körpergestalten besitzen. Man braucht nicht gerade das „kristallisierte Menschenvolk“ zu zitieren, das Mephistopheles in seinen Wanderjahren gesehen haben will; die Unhaltbarkeit dieser

Unterscheidung wird von selbst klar, wenn man daran denkt, dafs einerseits wirklich auch unter den Organismen mathematisch sehr einfache Körperformen vorkommen, wie unter den Rhizopoden bei den mit so überaus zierlichen Kieselskeletten versehenen Radiolarien sowie bei vielen polyëdrisch aneinandergedrängten Gewebezellen oder schliefslich bei vollkommen kugelförmigen Eizellen, und dafs anderseits in der anorganischen Natur sämtlichen Flüssigkeiten die mathematisch feste Körperform abgeht.

Man hat ferner behauptet: Die anorganischen Körper, wie die Kristalle, haben keine Organe, ein Besitz, der dagegen sämtliche Organismen kennzeichnet. Auch das ist nicht richtig. Es gibt nicht nur Organismen ohne eigentliche Organe, wie die Amöben und sämtliche Rhizopoden, bei denen der ganze flüssige Protoplasmakörper selbst Organ für alles ist, es gibt auch anorganische Gebilde mit wirklichen Organen, wie die Maschinen, bei denen die einzelnen Teile eine ganz bestimmte Funktion versehen, und dennoch wird niemand im Ernste die Amöben für anorganische Körper oder die Dampfmaschinen für lebendige Organismen halten.

Einen anderen Unterschied wollte man darin finden, dafs die Organismen im Gegensatz zu allen anorganischen Körpern zusammengesetzt sind aus den charakteristischen Elementarbausteinen aller lebendigen Substanz, den Zellen. Es ist richtig, dafs die Zelle ein spezifisches Element der gesamten Organismenwelt ist. Aber was diesen Elementarbestandteil der lebendigen Welt charakterisiert, was ihn unterscheidet von der ganzen anorganischen Welt, ist nicht seine morphologische Abgrenzung. Objekte, die aus gesonderten Formelementen zusammengesetzt sind, können wir auch aus anorganischen Stoffen mit Leichtigkeit herstellen, und solche Objekte hat die Natur in grofsem Mafsstabe hergestellt in den Gesteinen, die, wie der Granit, aus einem Gemenge von lauter isolierten Kristallen bestehen. Was die Zelle charakterisiert, sind vielmehr ihre chemischen Eigenschaften. Durchgreifende morphologische Unterschiede liefert uns dieses Moment nicht.

Man hat schliefslich gesagt: die anorganischen Körper besitzen eine sehr einfache gleichmäfsige Struktur, die Organismen dagegen eine hochkomplizierte „Organisation“. Sobald man unter „Organisation“ nur den mehr oder weniger komplizierten Aufbau der Organismen aus verschiedenartigen Elementarbausteinen, den Zellen, versteht, trifft das innerhalb gewisser Grenzen zu, wenn auch der Unterschied einem zusammengesetzten Gestein gegenüber dann immer nur ein gradueller wäre. Aber wir müssen ja eben schon die Zelle zum Vergleich heranziehen, denn sie ist selbst bereits ein vollkommener Organismus. Will man aber den Begriff der komplizierten „Organisation“ auf die Zelle anwenden, so kann man damit nur die grofse morphologische Mannigfaltigkeit und chemische Komplikation ihrer Inhaltsbestandteile meinen, und eine solche können wir im Reagenzglas bei komplizierten chemisch-physikalischen Gemischen auch herstellen. Versteht man dagegen unter „Organisation“ eine besondere Art der Aneinanderfügung der einzelnen Inhaltsbestandteile, wie sie in der anorganischen Natur nicht vorkäme, so enthält der Begriff mehr oder weniger ein Stück Mystik, die freilich vielfach noch immer für die Erklärung der Lebenserscheinungen sehr beliebt ist. Wir können aber diesem Vorgang in der Wissenschaft nicht folgen, denn Wissenschaft und Mystik schliefsen sich gegenseitig aus.

Wir sehen: wesentliche Unterschiede liefert uns die Vergleichung der Bauverhältnisse von lebendiger und anorganischer Substanz nicht, und wenn wir nicht durchaus der Neigung nachgeben, die lebendige Substanz immer nur mit dem Kristall zu vergleichen, sondern mit flüssigen Gemischen, so finden wir, dafs sie sich in ihren Bauverhältnissen nicht mehr von leblosen Flüssigkeitsgemischen unterscheidet, wie diese unter einander, ja nicht einmal so sehr wie diese von einem Kristall.

2. Genetische Unterschiede.

Eine zweite Reihe von Unterschieden, die man zwischen Organismen und anorganischen Stoffen zu finden geglaubt hat, bezieht sich auf die Fortpflanzung und Abstammung. Allein auch diese Unterschiede sind durchaus nicht prinzipieller Natur, und es bedarf keiner tiefen Überlegung, um zu erkennen, wie in ihnen kein wirklicher Gegensatz zwischen beiden Körpergruppen begründet ist.

Es ist als charakteristisches Unterscheidungsmerkmal der Organismen angesehen worden, dafs sie sich fortpflanzen, während den anorganischen Körpern die Fortpflanzungsfähigkeit fehlt. Das ist aber wieder kein durchgreifender Unterschied, denn wir kennen ganze Reihen von Organismen, welche leben und sich trotzdem nicht einmal fortpflanzen können. So geht bekanntlich den sogenannten „Arbeiterinnen", jenen mit verkümmerten Geschlechtsorganen versehenen Individuen im Ameisen- und Bienenstaat, die sogar die grofse Hauptmasse des ganzen Staates bilden, die Fortpflanzungsfähigkeit zeitlebens ab, und dennoch können wir nicht umhin, sie als lebendige Organismen zu bezeichnen. Ferner aber, wenn wir zusehen, worin eigentlich die Fortpflanzung bei den Organismen besteht, so finden wir, dafs es lediglich eine Abgabe einer gewissen Menge von Körpersubstanz ist, eine Teilung des eigenen Leibes. Am deutlichsten, d. h. am wenigsten durch begleitende Nebenumstände verdeckt, zeigt sich diese Tatsache bei den einzelligen Organismen. Eine Amöbe z. B. schnürt sich einfach in zwei Hälften auseinander, und jede von beiden Hälften lebt als neue Amöbe weiter. Besteht aber die Fortpflanzung im wesentlichen nur in einer einfachen Teilung der Substanz, so existiert kein prinzipieller Unterschied zwischen der Teilung einer lebendigen Zelle und eines anorganischen Körpers. Ein Quecksilbertropfen, der auf eine Unterlage fällt, zerstiebt durch Teilung in eine ganze Reihe kleiner Kügelchen, die alle selbst wieder Quecksilbertropfen sind.

Allein man hat gesagt: Die Organismen stammen stets von anderen Organismen ab, während die anorganischen Körper sowohl von Organismen wie auch von anorganischen Körpern abstammen können. So gelinge es nicht, auch nur den einfachsten Organismus künstlich aus anorganischen Stoffen zusammenzusetzen, während es nicht schwer sei, anorganische Körper, z. B. das Wasser, auf die verschiedenste Weise sowohl aus organischen wie aus anorganischen Stoffen zu gewinnen. Das erscheint in der Tat als ein durchgreifender Unterschied, denn es ist wahr, dafs es trotz aller Bemühungen nicht gelungen ist, zu zeigen, dafs Organismen aus anorganischen Stoffen entstehen können, weder in der Natur noch im Laboratorium. Dennoch kann auch diese Unterscheidung nicht als wirklich durchgreifend anerkannt werden. Man kann nämlich zunächst

einwenden, dafs ja im Pflanzenkörper fortwährend organische Substanz aus anorganischen Stoffen gebildet wird, denn die Pflanze baut ihren Körper ausschliefslich aus anorganischen Stoffen auf. Aber darauf hat man erwidert, dafs diese Entstehung von organischer Substanz aus anorganischer nur unter Mithülfe von lebendigen Organismen möglich ist, und Preyer[1]) hat gesagt: die Organismen unterscheiden sich von den anorganischen Körpern eben dadurch, dafs sie immer schon die Existenz von lebendiger Substanz voraussetzen. Allein auch in dieser Form gilt die Unterscheidung höchstens für unsere jetzige Zeit. Der Satz Virchow's: „omnis cellula e cellula", der die im Laufe der Zeit notwendig gewordene Verallgemeinerung des alten Harvey'schen Satzes: „omne vivum ex ovo" vorstellt, hat nur Gültigkeit für die Verhältnisse, die jetzt auf der Erdoberfläche herrschen. Das liegt auf der Hand. Gehen wir nämlich zurück in der Erdentwicklung, so kommen wir bald in eine Zeit, wo die Erde noch eine glühende Masse war, auf der keine Zelle existieren konnte. Die Zellen müssen also irgendwann einmal aus Stoffgemengen entstanden sein, die keine Zellen waren. An diesem Punkt angelangt, stehen wir aber vor folgender Alternative. Entweder sind, wie die „Urzeugungslehre" annimmt, die Organismen irgend einmal aus anorganischen Stoffen entstanden, oder der Begriff der Lebens mufs, wie die „Theorie von der Kontinuität des Lebens" fordert, auch noch auf die Körper angewendet werden, aus denen die Zellen sich entwickelt haben, wenn sie auch von der lebendigen Substanz der heutigen Organismen gänzlich verschieden waren. Nimmt man das erstere an, so fällt der Unterschied in der Abstammung der beiden Körpergruppen von selbst fort, denn dann stammt nicht blofs die anorganische, sondern auch die organische Natur von lebloser Substanz ab. Preyer entschliefst sich daher zu der zweiten Annahme, indem er auch die Stoffgemenge, aus denen die Zellen sich entwickelt haben, ja sogar schliefslich die ganze glühende Masse des Erdballs selbst als lebendig betrachtet, und sagt, den Satz Harvey's noch weiter ausdehnend: „omne vivum e vivo", womit er ausdrücken will, dafs das Leben von Ewigkeit her existiert hat und überhaupt niemals entstanden ist. Indessen, auch damit ist die Schwierigkeit, welche sich einer durchgreifenden Unterscheidung der Organismen und anorganischen Körper auf Grund ihrer Abstammung entgegenstellt, nicht beseitigt. Konsequent seiner Vorstellung, dafs die ganze glühende Masse des Erdballs als lebendig zu betrachten sei, nimmt nämlich Preyer an, dafs das Anorganische aus dem Organischen entstanden sei. Dann aber ist es klar, dafs der oben aufgestellte Unterschied in der Abstammung der beiden grofsen Körpergruppen ebenfalls in sich zusammenfällt, denn dann setzt nicht nur die organische, sondern auch die anorganische Natur die Existenz von lebendiger Substanz voraus. Wir sehen also, dafs auch bei einer Erweiterung des Lebensbegriffs, wie sie Preyer fordert, der Unterschied in der Abstammung für die frühere Zeit der Erdentwicklung nicht aufrecht erhalten werden kann.

Ebensowenig wie in der Fortpflanzung und Abstammung von seinesgleichen besteht in der Entwicklung des Organismus ein

---

[1]) Preyer: „Die Hypothesen über den Ursprung des Lebens." In „Naturwissenschaftliche Tatsachen und Probleme." Berlin 1880.

durchgreifender Unterschied gegenüber den anorganischen Körpern. Unter Entwicklung verstehen wir eine Reihe von Veränderungen des Organismenkeimes, die ihn schliefslich seinen Erzeugern wieder ähnlich machen. Indessen, solche Veränderungen kommen in der anorganischen Natur ebenfalls vor und sind durchaus nicht fundamental davon unterschieden. Schmelzen wir z. B. ein Stück Schwefel in einem Tiegel über dem Feuer und schütten die geschmolzene Masse in Wasser aus, so bekommen wir eine zähe, braune, gummiartige Substanz, die mit dem Stück Schwefel, von dem sie stammt, nicht die geringste äufsere Ähnlichkeit hat. Lassen wir sie aber einen oder zwei Tage liegen, so wird sie allmählich fester und härter, ihre braune Farbe verblafst und macht einer gelblichen Platz, bis die ganze Masse nach einiger Zeit wieder das Aussehen des gewöhnlichen gelben, harten Schwefels hat. Hier hat das Stück Schwefel eine Entwicklung durchlaufen, die es dem ursprünglichen Stück, von dem es abstammte, wieder ähnlich gemacht hat. Aber auch für die Organismen ist die Entwicklung durchaus kein durchgreifendes Unterscheidungsmerkmal, denn es gibt Organismen, die leben, ohne sich zu entwickeln, z. B. die Amöben. Hier sind, nachdem die Amöbe sich in zwei Teilhälften zerschnürt hat, beide Teile schon ohne weiteres wieder vollständige Amöben und unterscheiden sich von dem ursprünglichen Individuum, von dem sie abstammen, nur durch ihre Gröfse.

Man hat schliefslich auch in der Art des Wachstums einen Unterschied zwischen Organismen und anorganischen Substanzen zu begründen gesucht, jedoch mit ebenso wenig Erfolg. Zur Aufstellung dieses Unterschiedes hat wieder die unglückliche Gegenüberstellung des Organismus und des Kristalls geführt. Man sagte: der Kristall wächst durch „Apposition", der Organismus dagegen durch „Intussuszeption" der Teilchen, d h. der Kristall wächst, indem sich an seiner Oberfläche ein Teilchen nach dem andern anlagert, wobei das Innere fest und unverändert bleibt, der Organismus dagegen, indem die Teilchen in das Innere aufgenommen und zwischen die schon vorhandenen zwischengelagert werden. Wenn man eine Zelle als Ganzes einem Kristall gegenübergestellt, ist das in der Tat nicht zu bestreiten; allein nicht alle anorganischen Körper sind Kristalle, und wir sahen bereits, dafs wir die lebendige Substanz der Organismen ihren physikalischen Eigenschaften nach im wesentlichen nur mit einer flüssigen Masse in Vergleich setzen dürfen. Flüssigkeiten aber wachsen stets nur durch Intussuszeption in ihr Inneres, d. h. wenn man zu einer Flüssigkeit einen löslichen Körper hinzusetzt, etwa Salz zu Wasser, so löst das Wasser das Salz auf und lagert die Salzmoleküle durch Diffusion von selbst zwischen seine eigenen Wassermoleküle hinein. Hier haben wir also genau denselben Vorgang wie beim Wachstum des Organismus.

Die Vergleichung der genetischen Verhältnisse von Organismen und anorganischen Körpern liefert daher ebensowenig einen prinzipiellen Unterschied zwischen beiden wie die Betrachtung der morphologischen Verhältnisse, und wir sind wieder gezwungen, weiter zu suchen.

3. Physikalische Unterschiede.

Eine dritte Gruppe von Unterschieden, die zwischen Organismen und anorganischen Körpern behauptet worden sind, umfafst die Er-

scheinungen der Bewegung. Die Bewegung, jene augenfälligste unter den Lebenserscheinungen, galt schon in früher Zeit als ein charakteristisches Merkmal für das Leben, und die Naturvölker sahen, in konsequenter Weise diese Unterscheidung durchführend, dementsprechend auch Wind und Welle als lebendige Wesen an. Indessen, wir bezeichnen jetzt das wogende Meer nicht mehr als einen lebendigen Organismus und kennen anderseits in den ruhenden Pflanzensamen etc. Zustände von Organismen, die nicht die geringste Bewegung erkennen lassen, ohne doch tot zu sein. So ist in unserer Zeit der Unterschied der Bewegung in seiner primitiven Form fallen gelassen worden. Dafür sind speziellere Verhältnisse in den Bewegungserscheinungen als unterscheidende Merkmale zwischen Organismen und anorganischen Körpern angesprochen worden, sofern sich beide überhaupt bewegen.

Man glaubte einen Unterschied in den Ursachen erblicken zu müssen, welche einerseits die Bewegungen der Organismen, anderseits die Bewegungen der anorganischen Körper erzeugen. Die ersteren, wie die Muskelbewegungen, sollten durch innere Ursachen veranlafst werden, die ihren Sitz im Organismus selbst haben, die letzteren, wie das Treiben der Wogen und Wolken, durch äufsere Ursachen, welche wie der Wind von aufsen her auf das Objekt einwirken. Man hatte hier mehr oder weniger bewufst die mystische „Lebenskraft“ vor Augen. Wir haben uns indessen schon früher von der Nichtexistenz einer besonderen „Lebenskraft“ überzeugt, und dementsprechend läfst sich auch der Unterschied in den Ursachen der Bewegung nicht in dieser Weise aufrecht erhalten. Im übrigen dürfte eine scharfe Grenze zwischen inneren und äufseren Ursachen in vielen Fällen auch schwer zu ziehen sein. Denkt man z. B. nicht gerade an Wind und Wellen, sondern an eine Dampfmaschine, so läfst sich in der Tat hier mit demselben Rechte wie vom Organismus sagen: sie arbeitet aus inneren Ursachen, denn die Dampfspannung, welche den Stempel treibt und die Räder in Bewegung setzt, befindet sich im Innern ihres Dampfkessels.

Allein man hat gesagt, der Unterschied zwischen den bewegenden Ursachen in der Dampfmaschine und im Organismus bestehe darin, dafs die Dampfmaschine dennoch nicht arbeiten könne, wenn sie nicht von aufsen geheizt würde, während der Organismus von selbst arbeite. Das ist aber schlechterdings falsch. Auch der Organismus mufs geheizt werden, wenn er in Tätigkeit, d. h. am Leben bleiben soll, genau so wie die Dampfmaschine. Seine Heizung besteht in der Zufuhr von Nahrung. Ja, die Analogie zwischen der Heizung der Dampfmaschine und der Ernährung des Organismus geht sogar sehr weit. Die kohlenstoffhaltige Nahrung wird im Organismus verbrannt, wie die Kohlen in der Dampfmaschine, d. h. die Nahrungsstoffe werden mit dem durch die Atmung aufgenommenen Sauerstoff oxydiert, wie die Kohle oxydiert wird, und wir bekommen in beiden Fällen als Endprodukt Kohlensäure. Wird die Zufuhr der Nahrung unterbrochen, so hört die Tätigkeit des Organismus nach einiger Zeit, wenn alle aufgenommene Nahrung verbraucht ist, ebenso auf wie die der Dampfmaschine: in beiden erlischt die Bewegung.

Als ein allgemeines Charakteristikum aller Organismen gegenüber den anorganischen Körpern hat man schliefslich die „Irritabilität“ bezeichnet. Wir haben bei unserem Überblick über die Entwicklungs-

geschichte der physiologischen Forschung gesehen, dafs mit dem Worte Irritabilität anfangs sehr unklare Vorstellungen verbunden wurden, und müssen daher, um Mifsverständnisse zu verhüten, den Begriff in einer bestimmteren Form definieren. Wir können dann nur ganz allgemein sagen: Irritabilität ist die Fähigkeit eines Körpers, auf äufsere Einwirkungen mit irgend einer Veränderung seines Zustandes zu reagieren, wobei die Gröfse der Reaktion zu der Gröfse der Einwirkung in keinem bestimmten Mafsverhältnis steht. In der Tat ist eine solche Irritabilität oder Reizbarkeit Allgemeingut sämtlicher lebendigen Substanz, sei es, dafs der Organismus mit der Produktion von bestimmten Stoffen, wie die secernierenden Drüsenzellen, sei es, dafs er mit Produktion von bestimmten Energieformen, wie die Muskelzellen, Leuchtzellen, elektrischen Zellen etc., sei es, dafs er mit Herabsetzung oder gar Stillstand seiner Lebensäufserungen auf die äufsere Einwirkung antwortet. Allein diese Irritabilität ist wieder kein ausschliefslicher Besitz der Organismen, denn auch leblose Stoffe sind irritabel und antworten auf äufsere Einwirkungen mit bestimmten Veränderungen, z. B. mit Produktion bestimmter Stoffe oder mit Produktion von Energie, wobei die Gröfse der Produktion durchaus nicht immer mit der Gröfse des äufseren Anstofses in einem bestimmten Verhältnis steht. Das deutlichste Beispiel dafür liefern die explosiblen Stoffe. Das Nitroglycerin zerfällt bei einer Erschütterung unter gewaltiger Energieentwicklung in Wasser, Kohlensäure, Sauerstoff und Stickstoff, antwortet also sowohl mit einer enormen Produktion von Energie wie mit einer stofflichen Veränderung auf die äufsere Einwirkung. Auch die Irritabilität ist demnach kein durchgreifendes Merkmal für die Unterscheidung von Organismen und anorganischen Körpern, und wir sehen, dafs uns die dynamischen Verhältnisse ebensowenig wie die morphologischen und genetischen feste Anhaltspunkte für die Aufstellung eines prinzipiellen Gegensatzes zwischen Organismen und anorganischen Stoffen bieten. Suchen wir noch weiter.

4. Chemische Unterschiede.

Erst bei der Vergleichung der chemischen Verhältnisse gewinnen wir endlich einen Unterschied zwischen Organismen und anorganischen Körpern.

Freilich haben wir gesehen, dafs ebensowenig, wie es eine besondere „Lebenskraft“ gibt, im Organismus ein eigenes „Lebenselement existiert. Die chemischen Elemente, die den Organismus zusammensetzen, kommen ohne Ausnahme auch in der anorganischen Natur vor. Einen prinzipiellen Gegensatz von organischer und anorganischer Substanz, d. h. einen Gegensatz, der in einer elementaren Verschiedenheit beider Körperwelten beruht, werden wir also auch auf chemischem Gebiet nicht erwarten dürfen. Aber es existiert ein Unterschied in der Art der Verbindungen, zu denen die Elemente zusammentreten. Wir sahen, dafs in der lebendigen Substanz chemische Verbindungen vorhanden sind, wie die Eiweifskörper, Kohlehydrate und Fette, die nirgends in der anorganischen Körperwelt vorkommen. Was aber das Wichtigste ist, das ist die Tatsache, dafs Eine Gruppe von diesen chemischen Körpern, die Eiweifsverbindungen allen Organismen ohne Ausnahme zukommt. Wie es einerseits keinen einzigen Organismus gibt, sei er lebendig oder tot, in dem die

Eiweifsverbindungen fehlten, so gibt es anderseits keinen einzigen anorganischen Körper in der Natur, in dem ein auch nur annähernd ähnlicher Stoff vorhanden wäre. Der Besitz des hochkomplizierten Eiweifsmoleküls ist in der Tat ein durchgreifendes Unterscheidungsmerkmal des Organismus gegenüber allen anorganischen Körpern.

Man ist aber noch weiter gegangen und hat einen durchgreifenden Unterschied zwischen Organismen und anorganischen Körpern nicht nur in der Existenz bestimmter Verbindungen, sondern auch in der Art und Weise von Anordnung und Aufeinanderfolge der chemischen Vorgänge im tätigen Organismus finden wollen. Man hat gesagt: Die lebendige Substanz ist charakterisiert durch ihren „Stoffwechsel", indem bestimmte Verbindungen fortwährend entstehen, wieder zerfallen, ihre Zerfallsprodukte nach aufsen abgeben und auf Kosten der von aufsen als Nahrung aufgenommenen Stoffe wieder neu entstehen, so dafs ein fortwährender Stoffstrom durch die lebendige Substanz geht, der durch den Aufbau und den Zerfall der betreffenden Verbindungen bedingt ist. In der Tat ist der „Stoffwechsel" ein überaus charakteristischer Vorgang für den lebendigen Organismus, und wir werden später sehen, dafs auf ihm der Lebensprozefs beruht, aber er ist nur ein Vorgang, der den lebendigen Organismus vom toten unterscheidet, nicht von der anorganischen Substanz, denn er ist durchaus nicht auf die Organismen beschränkt, sondern kommt auch im Reiche anorganischer Körper vor. Ein einfaches Beispiel dafür gibt uns das Verhalten der Salpetersäure bei der Produktion der sogenannten „englischen Schwefelsäure". Bringt man nämlich Salpetersäure mit dem Anhydrit der schwefligen Säure zusammen, das bei der Schwefelsäurefabrikation durch Rösten von Schwefelerzen gewonnen wird, so entzieht die schweflige Säure der Salpetersäure Sauerstoff, indem sie selbst in Schwefelsäure übergeht, während aus der Salpetersäure Unter-Salpetersäure wird. Wird nun für den fortdauernden Zutritt von frischer Luft und Wasser gesorgt, so wird aus der Unter-Salpetersäure immer wieder Salpetersäure neu gebildet, und diese gibt einen Teil ihres Sauerstoffs wieder an neue Massen schwefliger Säure ab, so dafs das Molekül der Salpetersäure fortwährend durch Sauerstoffabgabe zerfällt und sich durch Sauerstoffaufnahme wieder herstellt. Auf diese Weise kann mit derselben Quantität Salpetersäure eine unbegrenzte Menge von schwefliger Säure in Schwefelsäure übergeführt werden. Hier haben wir also in einfacherer Form, d. h. an einer einfachen chemischen Verbindung einen regelrechten Stoffwechsel, eine Aufeinanderfolge von Zerfall und Neubildung einer Substanz unter Aufnahme und Abgabe von Stoffen, die im Prinzip bis in die Einzelheiten hinein dem Stoffwechsel der Organismen entspricht, und doch ist die Salpetersäure eine anorganische Verbindung.

Derartige Vorgänge, die, wie neuere Erfahrungen gezeigt haben, viel verbreiteter sind in der anorganischen Natur als man früher annahm, gestatten es nicht, dafs wir das Vorhandensein eines Stoffwechsels als durchgreifenden Unterschied zwischen lebendigen Organismen und anorganischen Körpern hinstellen.

* *
*

Blicken wir hiernach noch einmal zurück auf das Ergebnis unserer Vergleichung, so finden wir, wie wir das schon mehrfach festgestellt haben, dafs ein „prinzipieller“ Gegensatz zwischen Organismen und anorganischen Körpern nicht besteht. Gegenüber der Gesamtheit der anorganischen Natur besteht das Charakteristikum der Organismen nur in dem ausnahmslosen Besitz gewisser hochkomplizierter chemischer Verbindungen, vor allem der Eiweifsverbindungen.

B. Lebendige und leblose Organismen.

1. Leben und Scheintod.

In Indien, dem alten Lande des Wunders und der Zauberei, ist, wie es scheint, schon seit langer Zeit der Glaube verbreitet, dafs manche Menschen, besonders einzelne „Fakire“, die im Geruch besonderer Heiligkeit stehen, die wunderbare Fähigkeit besitzen, ihr Leben willkürlich auf längere Zeit vollkommen zu sistieren, um später ungestört und unverändert ihr entbehrungsvolles und selbstquälerisches Dasein fortzusetzen. Eine grofse Reihe solcher Fälle, in denen sich die betreffenden Fakire in diesem Zustand des suspendierten Lebens haben begraben und nach einer bestimmten Zeit wieder haben ausgraben lassen, ist von Reisenden aus Indien berichtet worden, und James Braid[1]), der bekannte Entdecker der hypnotischen Erscheinungen, hat einige der am besten beglaubigten Fälle gesammelt und nach Angabe der Zeugen berichtet. Einer von diesen Fällen, der als Typus gelten darf, ist folgender: Am Hofe des Runjeet Singh war in einem viereckigen Gebäude, das in der Mitte einen ringsherum geschlossenen Raum besafs, ein Fakir, der sich willkürlich in den leblosen Zustand versetzt hatte, in einen Sack eingenäht und eingemauert worden, wobei die einzige Tür des Raumes mit dem Privatsiegel des Runjeet Singh versiegelt worden war. (Ein dichter Abschlufs der Luft fand also nach dem Berichte zu urteilen ebensowenig statt, wie in allen anderen überlieferten Fällen.) Runjeet Singh, der selbst nicht an die wunderbaren Fähigkeiten der Fakire glaubte, hatte, um jeden Betrug auszuschliefsen, aufserdem noch einen Kordon seiner eigenen Leibwache um das Gebäude gelegt, vor dem vier Posten aufgestellt waren, die zweistündlich abgelöst und fortwährend revidiert wurden. Unter diesen Bedingungen blieb der Fakir sechs Wochen in seinem Grabe. Ein Engländer, der als Augenzeuge dem ganzen Vorgange beiwohnte, berichtet über die nach sechs Wochen erfolgte Ausgrabung folgendes: Als man das Gebäude in Gegenwart des Runjeet Singh eröffnete, zeigte sich, dafs das Siegel und die ganze Vermauerung unversehrt war. In dem dunklen Raum des Gebäudes, der bei Lichtschein untersucht wurde, lag in einem ebenfalls mit unversehrtem Siegel verschlossenen Kasten der Sack mit dem Fakir. Der Sack, der ein verschimmeltes Aussehen zeigte, wurde geöffnet und die zusammengekauerte Gestalt des Fakirs herausgeholt. Der Körper war völlig steif. Ein anwesender Arzt stellte fest, dafs nirgends am Körper eine

[1]) James Braid: „Der Hypnotismus.“ Ausgewählte Schriften von J. Braid. Deutsch herausgegeben von W. Preyer. Berlin 1882.

Spur von Pulsschlag zu bemerken war. Inzwischen übergofs der Diener des Fakirs dessen Kopf mit warmem Wasser, legte einen heifsen Teig auf seinen Scheitel, entfernte das Wachs, mit dem die Ohren- und Nasenlöcher fest zugeklebt waren, öffnete gewaltsam mit einem Messer die fest aufeinandergepreſsten Zähne, zog die nach hinten umgebogene Zunge hervor, die immer wieder in ihre Stellung zurückschnellte, und rieb die geschlossenen Augenlider mit Butter. Alsbald fing der Fakir an, die Augen zu öffnen, der Körper begann konvulsivisch zu zucken, die Nüstern wurden aufgeblasen, die vorher steife und runzelige Haut nahm allmählich ihre normale Fülle wieder an, und wenige Minuten später öffnete der Fakir die Lippen und fragte mit matter Stimme den Runjeet Singh: „Glaubst Du mir nun?“

Ähnliche Fälle werden von mehr oder weniger zuverläfsigen Zeugen in grofser Zahl berichtet. Ein ganz analoger Fall ist ferner auch in Europa beobachtet worden und von Braid ebenfalls zitiert. Es ist der bekannte Fall des Oberst Townsend, von dem uns Dr. Cheyne, ein auch in wissenschaftlichen Kreisen bekannter Arzt aus Dublin, erzählt: „Er konnte nach Belieben sterben, d. h. aufhören zu atmen, und durch bloſse Willensanstrengung oder sonstwie wieder ins Leben zurückkommen. Er drang so sehr in uns, den Versuch einmal anzusehen, daſs wir schlieſslich nachgeben muſsten. Alle drei fühlten wir erst den Puls; er war deutlich fühlbar, obwohl schwach und fadenförmig, und sein Herz schlug normal. Er legte sich auf den Rücken zurecht und verharrte einige Zeit regungslos in dieser Lage. Ich hielt die Hand, Dr. Baynard legte seine Hand aufs Herz und Herr Skrine hielt ihm einen reinen Spiegel vor den Mund. Ich fand, daſs die Spannung des Pulses allmählich abnahm, bis ich schlieſslich auch bei sorgfältigster Prüfung und bei vorsichtigstem Tasten keinen mehr fühlte. Dr. Baynard konnte nicht die geringste Herzkontraktion fühlen und Herr Skrine sah keine Spur von Atemzügen auf dem breiten Spiegel, den er ihm vor den Mund hielt. Dann untersuchte jeder von uns nacheinander Arm, Herz und Atem, konnte aber selbst bei der sorgfältigsten Untersuchung auch nicht das leiseste Lebenszeichen an ihm finden. Wir diskutierten lange, so gut wir es vermochten, diese überraschende Erscheinung. Als wir aber fanden, daſs er immer noch in demselben Zustande verharrte, schlossen wir, daſs er doch den Versuch zu weit geführt habe, und waren schlieſslich überzeugt, daſs er wirklich tot sei und wollten ihn nun verlassen. So verging eine halbe Stunde. Gegen 9 Uhr früh (es war im Herbst), als wir weggehen wollten, bemerkten wir einige Bewegungen an der Leiche und fanden bei genauerer Beobachtung, daſs Puls- und Herzbewegung allmählich zurückkehrten. Er begann zu atmen und leise zu sprechen. Wir waren alle auf das Äuſserste über diesen unerwarteten Wechsel erstaunt und gingen nach einiger Unterhaltung mit ihm und untereinander von dannen, von allen Einzelheiten des Vorgangs zwar völlig überzeugt, aber ganz erstaunt und überrascht und nicht im stande, eine vernünftige Erklärung dafür zu geben.“

Es ist nicht zu leugnen, daſs diese Erzählungen, vor allem die von den indischen Fakiren, von vornherein Miſstrauen zu erwecken geeignet sind und eine gesunde Skepsis ist die Grundlage aller guten Kritik. Das Miſstrauen wird auch noch gesteigert, wenn sich Fälle ereignen, in denen die Fakire, wie auf der ungarischen Millenniums-

ausstellung in Budapest, als Schwindler entlarvt werden. Allein vom Standpunkte einer vorurteilsfreien Wissenschaft müssen wir doch sagen, dafs es durchaus verkehrt wäre, eine Sache ohne weiteres mit überlegenem Lächeln als unwahr zu erklären, lediglich weil die Berichte auf den ersten Blick seltsam erscheinen und weil ein Betrüger gelegentlich die Sache benutzt, um Vorteil für sich daraus zu gewinnen. Es entspricht vielmehr den Gepflogenheiten einer gewissenhaften Forschung, die Erscheinung vorerst genauer zu prüfen und vor allem zu sehen, ob sich wirklich wissenschaftliche Unmöglichkeitsgründe dagegen vorbringen lassen. Wenn wir alle die bekannten Geschichten ihres mehr oder weniger sensationellen Beiwerks entkleiden, bleibt nur die einfache Angabe übrig, dafs einzelne Menschen sich willkürlich in einen Zustand versetzen können, in dem durch eine mehr oder weniger oberflächliche Untersuchung keine Lebenserscheinungen mehr nachweisbar sind, um später wieder zu normalem Leben zu erwachen. Nun kennen wir aber genug Fälle, in denen Ärzte mit den gewöhnlichen Mitteln ihrer Praxis an Menschen durchaus keine Spuren irgendwelcher Lebenserscheinungen mehr aufzufinden vermögen, in denen weder Puls noch Atmung, weder Bewegung noch Reizbarkeit zu bemerken ist, und in denen doch der vermeintliche Tote nach einiger Zeit wieder zum Leben zurückkehrt. Das sind die Erscheinungen, die gewöhnlich als „Scheintod“ bezeichnet werden, und die durch eine Reihe von Übergangsformen mit den Erscheinungen des normalen Schlafes verbunden sind. Der Dauerschlaf, bei dem sich die Personen, wie der „schlafende Soldat“, der „schlafende Bergmann“, unaufweckbar in einem Zustand herabgesetzter Lebenstätigkeit befinden, sowie besonders die Erscheinungen des Winterschlafs bei warmblütigen Tieren sind solche Übergangsformen. Wenn wir also die Tatsache des Scheintodes nicht bestreiten können, so schrumpft das Wunderbare und Mystische der erzählten Geschichten immer mehr zusammen und beschränkt sich allein auf die Fähigkeit, willkürlich in einen solchen Zustand übergehen zu können. Aber auch in dieser Beziehung wissen wir, dafs es möglich ist, durch Übung körperliche Tätigkeiten, wie z. B. die Bewegung oder Hemmung gewisser Muskeln, die sonst nur unwillkürlich erfolgen, dem Einflufs des Willens zu unterwerfen. Vor allem aber ist bekannt, dafs in gewissen pathologischen Zuständen, besonders in Fällen schwerer Hysterie, viele Erscheinungen unter den Einflufs von Willensvorgängen treten können, die bei normalen Menschen nicht damit assoziiert werden. Nach alledem sind wir daher nicht berechtigt, von vornherein die Unmöglichkeit der berichteten Erscheinungen zu behaupten, wenn wir auch die fast ausnahmslos von englischen Offizieren und Beamten stammenden Berichte über die lebendig begrabenen Fakire nur mit grofser Vorsicht und Kritik aufnehmen müssen. Es wird daher eine interessante Aufgabe des Physiologen sein, die bisher noch so unklaren Erscheinungen genauer zu untersuchen und mit feineren Methoden zu prüfen, welche Lebenserscheinungen und bis zu welchem Grade sie wirklich herabgesetzt werden, um schliefslich zu zeigen, wie diese Erscheinungen des willkürlichen Scheintodes, die durchaus nichts Mystisches an sich haben, wie vielfach geglaubt wird, physiologisch zu erklären sind.

Wie wenig man berechtigt ist, die Fähigkeit gewisser Organismen

zu bezweifeln, ohne die geringsten Lebenserscheinungen lebensfähig bleiben zu können, und zwar so lange Zeit, dafs ihre gewöhnliche Lebensdauer weit übertroffen wird, das zeigt sich, wenn wir uns von den Wirbeltieren zu den wirbellosen Tierformen wenden, die in dieser Beziehung sehr genau untersucht worden sind.

Schon Leeuwenhoek[1]) machte die überaus merkwürdige Beobachtung, dafs im Staube der Dachrinnen kleine Tierchen existieren, die vollständig eintrocknen können, ohne die Fähigkeit zu verlieren, bei Anfeuchtung mit Regenwasser wieder zu frischem Leben zu erwachen. Seit ihrer Entdeckung durch Leeuwenhoek ist diese Tatsache von einer grofsen Zahl von Beobachtern bestätigt und immer genauer beschrieben worden. In der Tat ist es nicht schwer, sich von ihrer Wahrheit zu überzeugen. Schabt man aus einer alten Dachrinne oder von der moosbedeckten Seite alter Baumstämme etwas von ihrer Staubkruste ab und begiefst das trockene Pulver mit reinem Regenwasser, so kann man oft schon im Laufe einiger Stunden unter dem Mikroskop eine Anzahl von kleinen Tieren munter zwischen den Schlammteilchen umherkriechen sehen. Es sind meistens Vertreter aus der Gruppe der Rädertierchen oder Rotatorien, deren fernrohrartig ausgezogener Körper an seinem Vorderende ein mit dicken Wimpern besetztes Bewegungsorgan besitzt, das wegen der scheinbar räderartigen Bewegung der Wimpern als „Räderorgan“ bezeichnet worden ist. Neben den Rotatorien finden sich aber auch die sogenannten Bärentierchen oder Tardigraden, plumpe, mit vier Paaren kurzer, klauentragender Fufsstummel versehene milbenartige Tiere, die ebenso wie die Rotatorien bereits mit Nervensystem, Verdauungsapparat etc. begabt sind (Fig. 44 *a*). Solange diese sonderbaren Tierformen im Wasser sind, entfalten sie sämtliche Lebenserscheinungen in derselben Weise wie andere Tiere. Isoliert man sie aber und läfst sie auf einer Glasplatte langsam eintrocknen, so sieht man, wie ihre Bewegungen, je mehr das Wasser verdunstet, um so träger werden, bis sie schliefslich, sobald der Tropfen eingetrocknet ist, ganz aufhören. Alsdann schrumpft der Körper allmählich vollkommen ein, die Haut wird runzelig und bildet Falten; die Form des Tieres verliert sich bis zur Unkenntlichkeit, und einige Zeit, nachdem es eingetrocknet ist, kann man das Tier von einem Sandkörnchen kaum

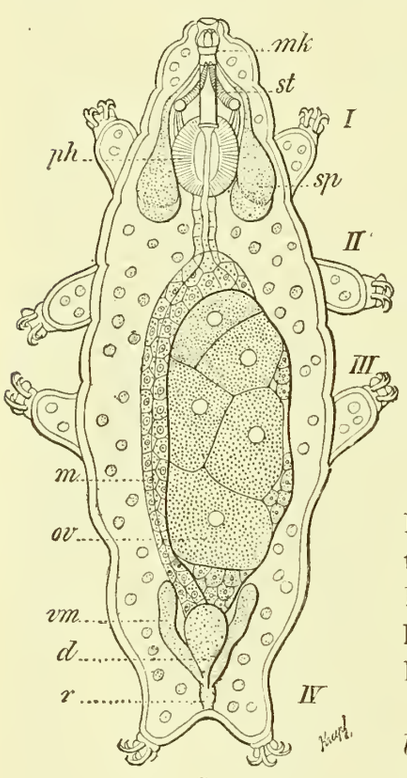


Fig. 44. Macrobiotus Hufelandi, Bärentierchen; *a* im lebendigen Zustande kriechend. Nach R. Hertwig. *b* im scheintoten Zustande eingetrocknet.

[1]) Leeuwenhoek: „Epistolae ad societatem regiam Anglicam et alios illustres viros seu continuatio mirandorum arcanorum naturae detectorum.“ Lugdun. Batav. 1719.

noch unterscheiden (Fig. 44 *b*). In diesem eingetrockneten Zustande können die Tiere viele Jahre lang liegen bleiben, ohne dafs sie die geringste Veränderung durchmachen. Benetzt man sie wieder mit Wasser, so kann man unter dem Mikroskop verfolgen, wie nach langem, tiefem Schlaf das Leben wieder in den eingetrockneten Körper zurückkehrt. Das „Erwachen" des Bärentierchens oder die „Anabiose", wie Preyer[1]) diesen Vorgang genannt hat, verläuft etwa folgendermafsen. Zuerst quillt der Körper wieder auf und streckt sich, die Falten und Runzeln verschwinden langsam, die Extremitäten treten hervor, und bald hat das Tier seine normale Körperform wieder gewonnen. Anfangs bleibt es noch still liegen, aber je nach der Dauer der Trockenzeit, bald schon nach einer Viertelstunde, bald erst nach mehreren Stunden treten erst langsame, träge, dann kräftigere Eigenbewegungen auf, die allmählich häufiger werden, bis nach einiger Zeit das Tier unbeholfen von dannen kriecht, um nach langem Schlafe sein Leben an dem Punkte wieder fortzusetzen, wo es unterbrochen worden war.

Diese höchst merkwürdigen Erscheinungen der Anabiose sind aber nicht blofs auf die Rotatorien und Tardigraden beschränkt. Im Laufe späterer Untersuchungen, die in grofser Zahl der Leeuwenhoekschen Entdeckung folgten, sind sie an verschiedenen anderen Organismen ebenfalls konstatiert worden. Man hat sie beobachtet an den sogenannten Kleisterälchen oder Anguilluliden, jenen kleinen aalförmig gestalteten Würmern, die in kranken Weizenkörnern leben; man hat sie festgestellt bei Infusorien und Amöben, und man kennt sie schliefslich auch von Bakterien.

Auch die längst bekannte Fähigkeit der Pflanzensamen, trocken viele Jahre lang unverändert zu bleiben, ohne dabei ihre Keimfähigkeit zu verlieren, gehört in die Reihe dieser Tatsachen; ja man hat sogar geglaubt, dafs Pflanzensamen unbegrenzt lange Zeit keimfähig bleiben können. Bekannt sind die Angaben, dafs Weizenkörner, die in ägyptischen Mumiengräbern gefunden wurden, nach mehrtausendjähriger Ruhe noch zum Keimen gebracht und wieder zu blühendem Leben erweckt worden seien. Es hat sich indessen herausgestellt, dafs diese Angaben auf einer Täuschung beruhen, denn Mariette, der bekannte Ägyptologe, hat gezeigt, dafs mit echtem Mumienweizen diese Versuche immer fehlschlagen, da bereits alle aus den Gräbern entnommenen Weizenkörner ein verkohltes Aussehen haben und in Wasser gebracht zu einem lehmigen Brei zerfallen. Dagegen scheint es nach mehreren Beobachtungen sicher, dafs manche Pflanzensamen, wenn sie völlig trocken aufbewahrt werden, über hundert Jahre, vielleicht über zweihundert Jahre ihre Keimfähigkeit erhalten können.

Für die Fixierung des Lebensbegriffs sind diese seltsamen Tatsachen von hervorragender Bedeutung und fordern zu tiefgehenden Untersuchungen auf. Es handelt sich nämlich darum, ob wir die Organismen in diesem eigentümlichen Zustande wirklich für leblos erklären dürfen.

Theoretisch stöfst die Unterscheidung von lebendigen und leblosen Organismen in ihrer allgemeinsten Fassung auf keine grofsen Schwierigkeiten. Der Lebensbegriff ist gebildet worden auf Grund der Be-

[1]) Preyer: „Naturwissenschaftliche Tatsachen und Probleme." Berlin 1880.

obachtung von gewissen Erscheinungen, die sich nur an lebendigen Organismen zeigen, auf Grund der Lebenserscheinungen. Wo wir die Lebenserscheinungen beobachten, da sprechen wir von einem lebendigen Organismus. Ja, wir können sogar diese Charakteristik des Lebensbegriffs noch vereinfachen. Fassen wir nämlich die ganze Fülle der verschiedenartigen Lebenserscheinungen ins Auge, so finden wir, dafs sich dieselben in drei grofse Gruppen einordnen, in die Erscheinungen des Stoffwechsels, des Formwechsels und des Energiewechsels, denn jeder lebendige Organismus zeigt einen Wechsel der Stoffe, die ihn zusammensetzen, indem er fortwährend Stoffe von aufsen in sich aufnimmt und andere Stoffe nach aufsen abgibt; er zeigt ferner einen Wechsel seiner Form, indem er sich entwickelt, wächst und sich ev. durch Abschnürung gewisser Teile fortpflanzt, und er zeigt schliefslich einen Wechsel von Energie, indem er die mit der Nahrung etc. aufgenommene chemische Energie umsetzt in andere Energieformen. Aber Stoffwechsel, Formwechsel und Energiewechsel sind nicht drei verschiedene Vorgänge, die unabhängig voneinander beständen, sie sind vielmehr nur die verschiedenartigen Erscheinungsweisen eines und desselben Vorgangs, denn kein Stoff existiert ohne Form oder Energie. Stoff, Form und Energie sind nur die drei Seiten, nach denen die Körperwelt in die Erscheinung tritt, nach der wir die „Materie“ betrachten können. Jeder Wechsel der Materie bedingt also aufser einem Wechsel des Stoffes selbst zugleich auch einen Wechsel seiner Form und seiner Energie, wenn auch im gegebenen Falle die eine Seite einmal sinnfälliger wird als die andere. Wir können also sagen, dafs der Lebensvorgang, als dessen äufseren Ausdruck wir die verschiedenen Lebenserscheinungen wahrnehmen, der Wechsel der Materie oder kurz der „Stoffwechsel“ (im allgemeinen Sinne) ist. Demnach ist es der Stoffwechsel, wodurch sich der lebendige vom leblosen Organismus unterscheidet.

Praktisch, d. h. im konkreten Falle, gestaltet sich diese Unterscheidung jedoch nicht immer so einfach. Das zeigen uns gerade die eingetrockneten Organismen; denn nach unserer eben angestellten Überlegung handelt es sich darum, ob diese Organismen in ihrem eigentümlichen Zustande wirklich keinen Stoffwechsel besitzen, oder ob ihr Stoffwechsel nur auf ein so geringes Mafs herabgesetzt ist, dafs er für unsere unbewaffneten Sinne nicht in der Gestalt von Lebenserscheinungen bemerkbar wird, d. h. ob der Lebensvorgang wirklich stillsteht, oder ob nur eine „vita minima“ vorliegt. Die Entscheidung dieser Frage ist nur mittels der feinsten und sorgfältigsten Untersuchungsmethoden möglich. Zwar hat stets die Mehrzahl der Forscher die Überzeugung gehabt, dafs man es bei den eingetrockneten Organismen wirklich mit einem vollkommenen Stillstand des Lebens zu tun habe, aber es war doch immer noch der Einwand möglich, dafs der Stoffwechsel in diesem Zustande nur ein so geringer sei, dafs er bei der Kleinheit der meisten Objekte mit unseren gewöhnlichen Untersuchungsmethoden nicht nachgewiesen werden könne. Allein diesen Einwand dürften die von Kochs angestellten Versuche jetzt beseitigt haben. Bei den eingetrockneten Tieren, die isoliert auf einer reinen Glasplatte aufgehoben werden, ist eine Aufnahme von fester und flüssiger Nahrung von selbst ausgeschlossen, und ebenso leicht überzeugt man sich durch direkte Beobachtung, dafs auch keine

Abgabe von flüssigen oder festen Stoffen stattfindet. Dafs aber auch nicht eine Atmung, d. h. eine Aufnahme von Sauerstoff und eine Abgabe von Kohlensäure vorhanden ist, das hat Kochs [1]) auf folgende Weise nachgewiesen. Er wählte zu seinen Versuchen verschiedene vollkommen trockene Pflanzensamen und tat eine gröfsere Quantität davon in ein weites Glasrohr, das er auf der Luftpumpe möglichst luftleer machte und dann zuschmolz. Wäre in diesen Samen auch nur ein geringer Stoffwechsel vorhanden gewesen, so hätte man bei ihrer erheblichen Quantität wenigstens eine Spur von ausgeatmeter Kohlensäure finden müssen. Als aber Kochs den Inhalt der Glasröhren nach mehreren Monaten mittels der feinsten Methoden untersuchen liefs, fand sich auch nicht die geringste Spur ausgeatmeter Kohlensäure oder sonst eines anderen Stoffwechselprodukts in den Röhren. Und diese Versuche wurden stets mit dem gleichen Erfolge wiederholt. Dennoch waren die Samen lebensfähig geblieben und keimten nach ihrer Aussaat.

Nach den Ergebnissen dieser Versuche können wir keinen Zweifel mehr hegen, dafs in den eingetrockneten Organismen das Leben in der Tat vollkommen still steht. Aber können wir darum die Organismen in diesem eigentümlichen Zustande als tot bezeichnen? Die eingetrockneten Organismen sind in Wirklichkeit zwar leblos, aber nicht tot, denn es ist bei ihnen nach Zufuhr von Wasser eine Anabiose möglich. Der tote Organismus dagegen ist durch nichts wieder zum Leben zurückzubringen. Der Unterschied zwischen dem eingetrockneten und dem toten Organismus liegt darin, dafs beim ersteren noch alle inneren Lebensbedingungen erfüllt und nur die äufseren zum Teil fortgefallen sind, dafs dagegen beim toten Organismus die inneren Lebensbedingungen irreparable Störungen erfahren haben, während die äufseren sämtlich erfüllt sein können. Sehr treffend hat Preyer diesen Unterschied veranschaulicht. Er vergleicht den eingetrockneten Organismus mit einer Uhr, die aufgezogen, aber angehalten ist, so dafs es nur eines Anstofsens bedarf, um sie wieder in Gang zu setzen, den toten Organismus dagegen mit einer Uhr, die zerbrochen ist und durch keinen Anstofs mehr zum Weitergehen veranlafst werden kann. Wir müssen also zwischen den eingetrockneten Organismen und den toten Organismen scharf unterscheiden. Anderseits aber können wir diese Organismen auch nicht lebendig nennen, denn sie zeigen keine Lebenserscheinungen, und, wie wir sahen, sind die Lebenserscheinungen das Kriterium des Lebensvorganges oder des Lebens selbst. Wir werden daher am besten tun, wenn wir den Ausdruck „scheintot“ auf diese Organismen anwenden. Den Zustand selbst, in dem sich die scheintoten Organismen befinden, hat Claude Bernard als „vie latente“ bezeichnet, einen Ausdruck, den Preyer durch „potentielles Leben“ ersetzt hat im Gegensatz zu dem gewöhnlichen oder „aktuellen Leben“ des normalen Organismus. Um einen deutschen Ausdruck anzuwenden, können wir aber auch hier sagen: Die Organismen befinden sich im Zustande des „Scheintodes“.

---

[1]) W. Kochs: „Kann die Kontinuität der Lebensvorgänge zeitweilig völlig unterbrochen werden?“ In Biolog. Centralbl. Bd. X, 1890.

2. Leben und Tod.

Stiefs die Fixierung des Unterschiedes zwischen Leben und Scheintod auf praktische Schwierigkeiten, insofern die experimentelle Entscheidnng, ob bei den eingetrockneten, scheintoten Organismen der Lebensvorgang in der Tat ganz still steht, nicht eben leicht zu zu treffen war, so sind es mehr theoretische Hindernisse, die sich der Feststellung einer scharfen Grenze zwischen Leben und Tod in den Weg stellen.

Der Praxis des täglichen Lebens fällt es zwar nicht schwer, den toten Organismus von dem lebendigen zu unterscheiden, denn wir haben den Begriff des Todes vom Menschen und den höheren Tieren abstrahiert und sind gewöhnt, den Moment als den Augenblick des Todes zu betrachten, wo das sonst nie rastende Herz stillsteht, und der Mensch aufhört zu atmen. Allein wir fassen dabei, der oberflächlichen Erfahrung des täglichen Lebens folgend, nur die grofsen Unterschiede ins Auge, die sich in diesem Moment gegenüber dem Zustande des ungestörten Lebens geltend machen, ohne aber die Fortdauer gewisser Erscheinungen zu bemerken, die selbst nach diesem allerdings tief eingreifenden Moment noch bestehen.

Das Kriterium des Lebens bilden ausschliefslich die Lebenserscheinungen, d. h. die verschiedenartigen Seiten, nach denen der Lebensvorgang, der Stoffwechsel äufserlich wahrnehmbar in die Erscheinung tritt. Aber gerade, wenn wir dieses Kriterium auf den Menschen anwenden, dann ist er in dem Moment, den wir gewöhnlich als den Moment des Todes bezeichnen, in Wirklichkeit noch nicht tot, wie eine eingehendere Prüfung sogleich zeigt.

Freilich hören die spontanen groben Muskelbewegungen auf, der Mensch wird schlaff und ruhig. Für äufsere Einwirkungen aber bleiben die Muskeln häufig noch mehrere Stunden empfänglich und antworten darauf mit Zuckungen und Bewegungen der betreffenden Glieder, zeigen also Lebenserscheinungen. Ja, es tritt sogar ein Moment ein, wo sich die Muskeln von selbst noch einmal allmählich zusammenziehen, das ist die „Totenstarre“. Erst wenn diese aufgehört hat, ist das Leben der Muskeln erloschen. Aber trotzdem ist auch jetzt der Körper durchaus noch nicht tot. Es sind nur bestimmte Organe, nur Teile von ihm, nur Zellenkomplexe wie die Zellen des Nervensystems, des Herzens, der Skelettmuskeln etc., die keine Lebenserscheinungen mehr zeigen; andere Zellen und Zellenkomplexe, leben dagegen noch lange, nachdem die Totenstarre vorüber ist, weiter. Die innere Oberfläche der Luftwege, also des Kehlkopfs, der Luftröhre, der Bronchien etc., ist bekanntlich mit einem „Flimmerepithel“ überkleidet, d. h. mit einer Schicht von dicht aneinander gedrängten zylindrischen Zellen, die an ihrer Oberfläche feine, härchenförmige Anhänge besitzen, mit denen sie eine dauernde, rhythmische Schlagbewegung ausführen (vergl. Fig. 21 *a* pag. 84). Diese Flimmerzellen bleiben an der Leiche noch tagelang nach dem Stillstand des Herzens, also nach dem sogenannten Tode in normaler Tätigkeit. Sie „überleben“, wie man sagt. Aber selbst nach einigen Tagen ist noch immer nicht der ganze menschliche Körper gestorben. Die weifsen Blutkörperchen oder Leukocyten, jene amöboïden Zellen, die nicht blofs im Blutstrom passiv fortgetragen werden, sondern auch aktiv in

allen Geweben des Körpers umherwandern und im Haushalt des Organismus eine bedeutsame Rolle spielen, sind noch zum grofsen Teil am Leben und können, wenn man sie unter günstigen Bedingungen hält, noch länger am Leben erhalten werden.

Nach alledem: Welchen Moment soll man als den Moment des Todes bezeichnen? Wenn man die Existenz von Lebenserscheinungen als Kriterium verwendet, so kann man konsequenter Weise den Augenblick, wo die spontane Muskelbewegung, speziell die Herztätigkeit aufhört, noch nicht als Moment des Todes betrachten, denn andere Zellenkomplexe leben noch lange Zeit ungestört weiter. Wir sehen also, es gibt nicht einen bestimmten Zeitpunkt, in dem das Leben aufhört und der Tod beginnt, sondern es ist ein allmählicher Übergang vom normalen Leben zum völligen Tode vorhanden, der sich häufig schon während einer Krankheit bemerkbar zu machen beginnt. Der Tod entwickelt sich aus dem Leben.

Die Geschichte des Todes bei verschiedenen Tierklassen ist sehr verschieden. Während sich bei den Warmblütern, infolge der grofsen Abhängigkeit aller Gewebezellen von ihrer Ernährung durch den Blutstrom, der Tod verhältnismäfsig schnell nach dem Stillstand der Blutzirkulation entwickelt, geht der Organismus der Kaltblüter durchschnittlich viel langsamer vom Leben zum Tode über, ja die Ausbildung des definitiven Todes, d. h. des Zustandes, in dem keine einzige Lebenserscheinung mehr am Körper wahrzunehmen ist, erfolgt in manchen Fällen erst Monate, nachdem das Tier eine irreparable, tötliche Verletzung erfahren hat. Entsprechend der gröfseren Unabhängigkeit der einzelnen Organe von der Blutzirkulation sowohl als von einander können von allen Kaltblütern auch einzelne abgeschnittene Teile lange Zeit überleben, ehe sie zugrunde gehen, eine Eigentümlichkeit, auf der die besondere Brauchbarkeit solcher Tiere, wie z. B. der Frösche, für manche physiologische Untersuchungen beruht. Man kann bekanntlich von einem Frosch einen Muskel mit seinem Nerv herausschneiden und unter geeigneten Bedingungen tagelang in erregbarem Zustande für Versuche am Leben erhalten. Hier tritt die Tatsache, dafs der Tod nicht ein Zustand ist, der momentan einsetzt, sondern der sich ganz allmählich entwickelt, noch viel deutlicher hervor als beim Menschen.

Allein man könnte sagen, in allen angeführten Fällen handelt es sich um vielzellige Tiere, in denen die eine Zellenart früher, die andere später dem Tode anheimfällt; wie verhält es sich dagegen mit der einzelnen Zelle, die selbst bereits einen lebendigen Organismus vorstellt? Die Geschichte des Zelltodes entspricht genau der Todesentwicklung beim vielzelligen Organismus, nur dafs hier die einzelnen wichtigen Punkte noch klarer zum Ausdruck kommen. Wir sehen auch hier, dafs der Tod nicht momentan eintritt, sondern dafs das normale Leben mit dem definitiven Tode durch eine lange Reihe von lückenlos in einander greifenden Übergangszuständen verbunden ist, deren Verlauf häufig mehrere Tage und nicht selten mehrere Wochen in Anspruch nehmen kann. Wir sind bereits mehrfach der Tatsache begegnet, dafs kernlose Protoplasmamassen, die man von einer Zelle auf operativem Wege abgetrennt hat, nicht am Leben bleiben. Verfolgt man ein solches abgeschnittenes Stück Protoplasma, das keinen Kern besitzt, dessen Schicksal also besiegelt ist, unter dem Mikroskop,

so kann man sich überzeugen, wie es nur ganz allmählich von seinem normalen Verhalten zum völligen Stillstand aller Lebenserscheinungen übergeht[1]). Sehr geeignet für diesen Zweck sind gewisse marine Rhizopodenformen, z. B. Orbitolites, die aus den Poren ihrer Kalkschale Büschel von nackten, kernlosen Protoplasmafäden oder „Pseudopodien" von beträchtlicher Länge herausstrecken, mit denen sie sich bewegen, Nahrungsorganismen festkleben und die Nahrung verdauen. Schneidet man eine solche Pseudopodienmasse von einem Orbitolites unter dem Mikroskop ab, so fliefst das Fadennetz zuerst zu einem rundlichen Tröpfchen zusammen, das aber alsbald wieder neue Pseudopodien von der gleichen Form wie der unverletzte Orbitolites ausstreckt und sich bewegt wie im Zusammenhange mit dem kernhaltigen Körper. Die neuen Pseudopodien fangen auch noch Nahrungsorganismen, aber sie haben nicht mehr die Fähigkeit, sie zu verdauen. Das ist sehr wichtig, denn daraus folgt, dafs das kernlose Protoplasmatröpfchen auch keine neue Körpersubstanz mehr zu bilden imstande ist. Dabei bleiben die Bewegungen des mikroskopisch kleinen Klümpchens noch Stunden lang normal, und auch die Irritabilität ist erhalten. Erst ganz allmählich werden die Pseudopodien mehr und mehr eingezogen, während keine neuen mehr ausgestreckt werden. Infolgedessen zieht sich die Masse nach und nach wieder zu einem kugeligen Klumpen zusammen. Aber noch können wir immer nicht sagen, die Protoplasmamasse wäre tot, denn noch am nächsten Tage können wir äufserst langsam verlaufende, schwache Formveränderungen feststellen, wenn wir das Objekt im Zwischenraum von mehreren Stunden beobachten. Erst nach einigen Tagen zerfällt das Protoplasmatröpfchen unter Aufquellung zu einem locker zusammenhängenden Körnerhaufen.

Der Tod tritt also auch in der Zelle nicht unvermittelt ein, sondern ist nur das Endglied einer langen Reihe von Prozessen, die von einer irreparablen Schädigung des normalen Körpers beginnend, nach und nach zum vollständigen Aufhören aller Lebenserscheinungen führen. Da aber auch während des Ablaufs dieser Prozesse einerseits noch Lebenserscheinungen bemerkbar sind, anderseits der Tod infolge der Schädigung unausbleiblich ist, so ist es zweckmäfsig, die Zeit vom Eintritt der tötlichen Schädigung bis zum definitiven Tode auch durch den Namen als eine Zeit lückenloser Übergänge zu charakterisieren und sie mit Erweiterung eines von K. H. Schultz und Virchow[2]) in die Pathologie eingeführten Begriffs als die Zeit der „Nekrobiose" zu bezeichnen.

Wir sehen also, dafs es unmöglich ist, eine scharfe Grenze zwischen Leben und Tod zu ziehen, dafs Leben und Tod nur die beiden Endglieder einer langen Reihe von Veränderungen sind, die nacheinander an einem Organismus ablaufen. Aber lassen wir, nachdem wir das festgestellt haben, die Übergangsglieder einmal aufser Betracht, und fassen wir nun die beiden Endglieder selbst ins Auge, den unversehrten, lebendigen Organismus einerseits, und anderseits

---

[1]) Verworn: „Die physiologische Bedeutung des Zellkerns." In Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. LI, 1891.

[2]) R. Virchow: „Die Zellularpathologie in ihrer Begründung auf physiologische und pathologische Gewebelehre." IV. Aufl. Berlin 1871.

etwa den gleichen Organismus mit allen Mitteln der modernen Technik fixiert und in Alkohol konserviert, so können wir diese beiden Glieder sehr scharf unterscheiden dadurch, daſs im ersteren der Lebensvorgang in ungestörtem Gange ist, wie sich aus der Entfaltung aller Lebenserscheinungen ergibt, während im letzteren der Lebensvorgang vollkommen und dauernd still steht, wie das Fehlen der geringsten Lebenserscheinung zeigt.

* * *

Nach allen diesen Betrachtungen sind wir nunmehr in der Lage, den Schluſsstein in unsere Charakteristik der lebendigen Substanz einzufügen, mit anderen Worten den Lebensvorgang selbst allgemein zu charakterisieren.

Es hat sich gezeigt, daſs ein prinzipieller Unterschied, d. h. ein Unterschied in den Elementarstoffen und Elementarkräften, zwischen den Organismen und den anorganischen Körpern nicht existiert. Die Lebenserscheinungen der Organismen müssen also auf denselben allgemeinen mechanischen Gesetzen beruhen wie die Erscheinungen der anorganischen Welt. Dagegen besteht ein Unterschied zwischen beiden groſsen Körpergruppen in Bezug auf die Art der chemischen Verbindungen, zu denen die Elementarstoffe zusammengefügt sind, insofern in den Organismen ganz allgemein gewisse hochkomplizierte Verbindungen, besonders die in keiner lebendigen Substanz fehlenden Eiweiſsverbindungen vorkommen, die in der anorganischen Körperwelt nirgends gefunden werden. Allein es liegt auf der Hand, daſs dieser Unterschied nur von derselben Art ist wie die Unterschiede, die auch zwischen einzelnen anorganischen Körpern selbst bezüglich ihrer chemischen Zusammensetzung bestehen. Immerhin haben die Organismen allen anorganischen Körpern gegenüber in dem Besitz der komplizierten Eiweiſsverbindungen etwas Gemeinsames.

Es hat sich ferner gezeigt, daſs die lebendigen Organismen sich von den leblosen, sei es, daſs letztere scheintot oder tot sind, unterscheiden durch ihren Stoffwechsel, d. h. durch die Tatsache, daſs ihre Substanz fortwährend von selbst zerfällt und sich wieder regeneriert und dementsprechend fortwährend Stoffe nach auſsen abgibt und andere Stoffe von auſsen her in sich aufnimmt. Die Art der aus dem Zerfall hervorgehenden Produkte läſst aber erkennen, daſs es sich um stickstoffhaltige Verbindungen handelt, und zwar speziell um Eiweiſsverbindungen. Da wir schlieſslich wissen, daſs die stickstoffhaltigen Eiweiſsverbindungen mit ihren Trabanten, welche letzteren teils von den Eiweiſsverbindungen abstammen, teils zu ihrem Aufbau nötig sind, von allen organischen Verbindungen die einzigen Körper vorstellen, die in keiner lebendigen Substanz fehlen, überall ihre Hauptmasse ausmachen und allein zum Aufbau lebendiger Substanz genügen, so können wir sagen, daſs alle lebendigen Organismen charakterisiert sind durch den Stoffwechsel von Eiweiſsverbindungen.

Damit haben wir das Fazit aus unseren bisherigen Betrachtungen gezogen und zugleich dem Problem der ganzen Physiologie einen einfacheren Ausdruck gegeben. Der Lebensvorgang besteht im Stoffwechsel von Eiweiſsverbindungen. Ist das richtig, so ist die gesamte physiologische Forschung eine Probe darauf

und hat die Aufgabe, diesen Stoffwechsel bis in seine Einzelheiten zu verfolgen und die verschiedenen Lebenserscheinungen als einen Ausdruck dieses Lebensvorganges zu erkennen, die sich mit derselben eisernen Notwendigkeit daraus ergeben müssen, wie die Erscheinungen der anorganischen Natur aus den chemischen und physikalischen Veränderungen der anorganischen Körper.

Drittes Kapitel.

Von den elementaren Lebenserscheinungen.

I. Die Erscheinungen des Stoffwechsels.
- A. Die Aufnahme von Stoffen.
  1. Die Nahrungsstoffe.
  2. Der Modus der Nahrungsaufnahme von seiten der Zelle.
- B. Die Umsetzung der aufgenommenen Stoffe.
  1. Extrazellulare und intrazellulare Verdauung.
  2. Die Fermente und ihre Wirkungsweise.
  3. Assimilation und Dissimilation.
     a. Assimilation.
     b. Dissimilation.
- C. Die Abgabe von Stoffen.
  1. Der Modus der Stoffabgabe von seiten der Zelle.
  2. Sekret- und Exkretstoffe.
     a. Sekrete.
     b. Exkrete.

II. Die Erscheinungen des Formwechsels.
- A. Die phylogenetische Entwicklungsreihe.
  1. Die Vererbung.
  2. Die Anpassung.
- B. Die ontogenetische Entwicklungsreihe.
  1. Wachstum und Fortpflanzung.
  2. Die Formen der Zellteilung.
     a. Die direkte Zellteilung.
     b. Die indirekte Zellteilung.
  3. Die Befruchtung.
  4. Die Entwicklung des vielzelligen Organismus.

III. Die Erscheinungen des Energiewechsels.
- A. Die Formen der Energie.
- B. Die Einfuhr von Energie in den Organismus.
  1. Die Zufuhr chemischer Energie.
  2. Die Zufuhr von Licht.
  3. Die Zufuhr von Wärme.

C. Die Energieproduktion des Organismus.
1. Die Produktion mechanischer Energie.
a. Passive Bewegungen.
b. Bewegungen durch Quellung der Zellwände.
c. Bewegungen durch Veränderungen des Zellturgors.
d. Bewegungen durch Veränderung des spezifischen Gewichts.
e. Bewegungen durch Sekretion.
f. Bewegungen durch Wachstum.
g. Bewegungen durch Kontraktion und Expansion.
Die amöboïde Bewegung.
Die Muskelbewegung.
Die Flimmerbewegung.
2. Die Produktion von Licht.
3. Die Produktion von Wärme.
4. Die Produktion von Elektrizität.

Was wir Leben nennen, ist eine Reihe von Erscheinungen, die untereinander überaus ungleichwertig sind. Die gröfste Zahl aller der Tätigkeiten, die beim Menschen das tägliche Leben ausmachen, ist teils komplexer Natur und setzt sich zusammen aus mehreren elementaren Erscheinungen, teils stellt sie erst sekundäre Folgen elementarer Lebenserscheinungen vor. Selbst die scheinbar einfachen und unmittelbaren unter ihnen, wie die Blutzirkulation, die Respiration etc., sind noch keine elementaren Lebenserscheinungen. Elementar ist erst die Kontraktion des Herzens und der Atemmuskeln, welche sekundär die Zirkulation des Blutes und den Luftaustausch in den Lungen bewirkt; denn die Muskelkontraktion läfst sich nicht mehr auf die Tätigkeit anderer Zellen zurückführen, sie ist unmittelbarer Ausdruck des Lebens derjenigen Zellen, an denen sie auftritt. Wollen wir aber die elementaren Lebenserscheinungen kennen lernen, so müssen wir bis auf die Zellen zurückgehen, die Elementarorganismen, an denen sie auftreten.

Wenn wir so alle komplizierten Tätigkeiten und sekundären Erscheinungen bis zu den ihnen zu Grunde liegenden Elementarerscheinungen zurück verfolgen, so finden wir drei grofse Gruppen von elementaren Lebenserscheinungen, die in irgend einer Form aller lebendigen Substanz, jeder Zelle eigentümlich sind, das sind die Erscheinungen des Stoffwechsels, des Formwechsels und des Energiewechsels. Jede lebendige Substanz ohne Ausnahme, solange sie lebt, zeigt einen fortwährenden Wechsel der Stoffe, ferner Veränderungen ihrer Form und schliefslich einen Umsatz von Energie, und diesen drei grofsen Gruppen der elementaren Lebenserscheinungen lassen sich alle Lebenserscheinungen, die es überhaupt gibt, einfügen, wenn man sie in ihre Elementarerscheinungen auflöst.

Suchen wir in diesem Kapitel uns einen Überblick über die Fülle der Lebenserscheinungen zu verschaffen, indem wir zunächst nur die Tatsachen verzeichnen, um uns die Zurückführung der Erscheinungen auf ihre mechanischen Ursachen für ein späteres Kapitel vorzubehalten.

I. Die Erscheinungen des Stoffwechsels.

A. Die Aufnahme von Stoffen.

Die Aufnahme von Nahrungsstoffen aus der Umgebung stellt die „Ernährung“ im weitesten Sinne vor. Wenn wir bei dem Begriff der Ernährung nur an die Nahrungsaufnahme des zusammengesetzten Organismus denken, so ist das ein äufserlicher Teil des ganzen Ernährungsprozesses, denn was wir beim Essen und Trinken in ein einziges Organ, den Magen, einführen, kommt jeder einzelnen von den vielen Millionen Zellen zu gute, die den Körper des Menschen zusammensetzen. Damit der Körper sich am Leben erhält, müssen alle Zellen bestimmte Nahrungsstoffe aufnehmen. Unsere Betrachtung wird sich daher auf zwei Punkte erstrecken müssen, einerseits auf die Beschaffenheit der Stoffe, die jede Zelle braucht, um ihr Leben zu unterhalten, und anderseits auf den Modus der Aufnahme dieser Nahrungsstoffe.

1. Die Nahrungsstoffe.

Alle lebendige Substanz mufs, da sie fortwährend von selbst zerfällt, Stoffe in sich aufnehmen, welche die sämtlichen chemischen Elemente enthalten, aus denen die lebendige Substanz selbst sich wieder aufbaut.

Ist es so einerseits eine allgemeine Lebenserscheinung jeder Zelle, überhaupt Nahrungsstoffe in sich aufzunehmen, so ist anderseits die Art dieser Nahrungsstoffe für jede bestimmte Zellenform verschieden. Trotz aller speziellen Verschiedenheiten der Stoffe aber, die jede einzelne Zellenform für ihr Leben braucht, lassen sich doch alle Organismen in einige wenige grofse Gruppen einreihen, innerhalb deren gewisse allgemeine Übereinstimmungen in der Art der Ernährung herrschen.

Schon früh hat man einen fundamentalen Unterschied in der Ernährung der Pflanzen und Tiere gefunden. Alle grünen Pflanzen nehmen einfache anorganische Stoffe aus dem Erdboden und der Luft auf, um daraus ihre lebendige Substanz aufzubauen; alle Tiere dagegen ohne Ausnahme bedürfen der hochkomplizierten organischen Verbindungen, um ihr Leben dauernd unterhalten zu können.

Diese Tatsache ist leicht festzustellen. Um sich zu überzeugen, dafs Tiere ohne organische Nahrung nicht existieren können, braucht man nur entsprechende Fütterungsversuche anzustellen. Die Tiere gehen bei Fütterung mit rein anorganischen Stoffen, wie Wasser, Salzen etc., selbst wenn diese die chemischen Elemente der lebendigen Substanz sämtlich in richtigem Verhältnis enthalten, nach kürzerer oder längerer Zeit stets zu Grunde. Dagegen kann man durch geeignete Versuche zeigen, dafs Pflanzen nur auf Kosten von anorganischen Stoffen leben, indem man sie in sogenannten „Nährlösungen“ wachsen läfst, die in Gestalt von anorganischen Salzen die chemischen Elemente besitzen, welche zum Aufbau der lebendigen Substanz nötig sind. Eine solche Nährlösung, welche die Elemente N, H, O, S, P, Cl, Na,

Mg, Ca, Fe, also mit Ausnahme des Kohlenstoffs alle organischen Elemente, in löslichen Verbindungen enthält, ist z. B. nach Sachs[1]) folgendermafsen zusammengesetzt:

Wasser	1000	Cbcm
Salpetersaures Kali	1	gr
Chlornatrium	0,5	„
Schwefelsaurer Kalk	0,5	„
Schwefelsaure Magnesia	0,5	„
Phosphorsaurer Kalk	0,5	„
Schwefelsaures Eisenoxydul	0,005	„

Taucht man die Wurzel eines Maiskorns, das man in Wasser zum Keimen gebracht hat, in einen Zylinder mit dieser Nährlösung, während die oberirdischen Teile in die Luft ragen (Fig. 45), so wächst die Pflanze am Licht ganz ausgezeichnet, entwickelt sich zu einer grofsen Maisstaude, treibt Blüten und bringt Samen, mit denen man das Experiment von vorn anfangen kann. Fehlt das Eisensalz in der Nährlösung, so wächst die Pflanze ebenfalls einige Zeit, bleibt aber farblos, und die mikroskopische Untersuchung der Blätter zeigt, dafs den Zellen der Chlorophyllfarbstoff fehlt. Erst auf Zusatz von einer Spur Eisensulfat färben sich die Blätter grün.

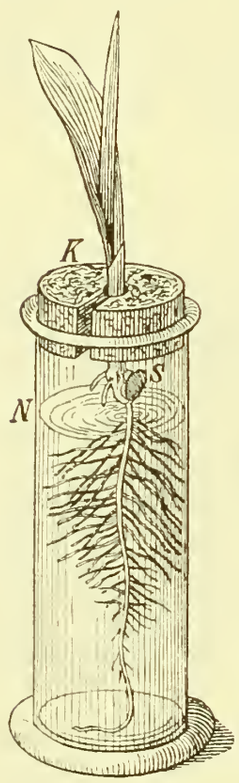


Fig. 45. Maispflanze in einem Zylinder mit Nährlösung wachsend. *N* Nährlösung, *S* Maiskorn, *K* Kork. Nach Sachs.

In der Nährlösung ist, wie ein Blick auf die darin enthaltenen Stoffe zeigt, kein Kohlenstoff. Da die Pflanze aber unter allen Umständen Kohlenstoff zum Aufbau ihrer organischen Substanz braucht, so mufs sie beim Wachsen den Kohlenstoff aus der Luft genommen haben. Deshalb mufste der Versuch auch so angestellt werden, dafs die oberirdischen Teile in die Luft ragen. Schliefst man durch Überstülpen einer Glocke die Luft ab, so geht die Pflanze in kurzer Zeit zu Grunde. Der Kohlenstoff ist aber in der Luft nur in Form von Kohlensäure enthalten; die Pflanze mufs ihn also aus dieser Verbindung beziehen, und in der Tat zeigt sich denn auch, dafs, wenn man unter die Glocke eine bestimmte Menge Kohlensäure gelassen hat, nach kurzer Zeit alle Kohlensäure von der Pflanze verbraucht ist. Diese wichtige Tatsache, dafs die Pflanze ihren Kohlenstoffbedarf nur aus der Kohlensäure der Luft bestreitet, ist bereits von Ingenhouss und De Saussure entdeckt worden und bildet jetzt, nachdem sie zuerst eine Zeitlang angezweifelt worden war, eine der wichtigsten Tatsachen der ganzen Pflanzenphysiologie. Der Stickstoff der Pflanze dagegen kann, wie ein dem obigen analoger Versuch zeigt, nicht aus der Luft bezogen werden, er wird allein aus den stickstoffhaltigen Salzen des Wassers aufgenommen.

Aus diesen Versuchen geht also hervor, dafs die Pflanzen ihre lebendige Substanz aufbauen aus einfachen anorganischen Verbindungen, und zwar aus der Kohlensäure der Luft, die von den

[1]) Julius Sachs: „Vorlesungen über Pflanzen-Physiologie.“ Leipzig 1882.

Blättern aufgenommen wird, sowie aus dem Wasser mit seinen Salzen, das durch die Wurzeln in die Pflanze gelangt. Demgegenüber vermag kein einziges Tier seine lebendige Substanz aus einfachen anorganischen Verbindungen synthetisch aufzubauen, selbst wenn alle Elementarbestandteile des tierischen Körpers darin enthalten sind; vielmehr brauchen alle Tiere ohne Ausnahme bereits fertiges organisches Material zu ihrem Leben.

Dieser Gegensatz zwischen Tier und Pflanze ist in der Tat von weittragender Bedeutung, denn er bringt die wichtige Tatsache zum Ausdruck, dafs die Tierwelt nicht ohne die Pflanzenwelt existieren kann. Zwar gibt es eine grofse Zahl von Tieren, die Fleischfresser, die nur tierische Nahrungsstoffe, vor allem Fleisch brauchen, aber, verfolgt man weiter, woher wieder diese zur Nahrung dienenden Tiere ihr Material beziehen, so kommt man schliefslich immer zu Pflanzenfressern, und die Pflanzenfresser können ohne Pflanzennahrung nicht leben. So ist auch der Fleischfresser in letzter Instanz auf die Existenz der Pflanzen angewiesen. Ohne Pflanzen würde die Tierwelt zu Grunde gehen, denn nur die Pflanzen vermögen aus anorganischen Stoffen Kohlehydrate, Fette und Eiweifs herzustellen, deren die Tiere zu ihrer Existenz notwendig bedürfen. Man kann also der alten Naturphilosophie aus dem Anfange des vorigen Jahrhunderts nicht ganz Unrecht geben, wenn sie in ihrer gesuchten Ausdrucksweise die ganze Tierwelt als Parasiten der Pflanzen bezeichnete.

Man hat lange Zeit geglaubt, dafs der eben besprochene Unterschied in der Ernährung der Tiere und Pflanzen ein durchgreifender sei, so dafs man alle lebendigen Zellen nach ihrem Stoffwechsel einfach in tierische und pflanzliche Zellen trennen könne. Allein es hat sich herausgestellt, dafs dieser Unterschied doch nur innerhalb bestimmter Grenzen besteht, nämlich nur soweit es sich um tierische Zellen einerseits und um grüne, d. h. chlorophyllhaltige Pflanzenzellen anderseits handelt, denn diejenigen Bestandteile der Pflanzenzelle, in denen die Kohlensäure aufgenommen und verarbeitet wird, sind ausschliefslich die grünen Chlorophyllkörner. Es gibt aber Pflanzen ohne Chlorophyll, wie z. B. die Pilze, die in ihrem Stoffwechsel gewissermafsen einen Übergang zwischen den Tieren und den grünen Pflanzen bilden.

Die Pilze haben nämlich nicht die Fähigkeit der chlorophyllführenden Pflanzen, ihren Kohlenstoff aus der Kohlensäure der atmosphärischen Luft zu beziehen; sie brauchen vielmehr, um ihren Kohlenstoffbedarf zu decken, ebenso wie die Tiere organische Stoffe, wie Eiweifs, Kohlehydrate etc., denen sie den Kohlenstoff entnehmen. Dagegen verhalten sich die Pilze wie Pflanzen, insofern sie ihren Bedarf an Stickstoff auch aus anorganischen Salzen dem Boden entnehmen können, während die Tiere zur Deckung ihres Stickstoffbedarfs allein auf die Eiweifskörper und deren Derivate angewiesen sind. Diese Tatsachen ergeben sich aus Versuchen mit Nährstofflösungen, in denen Pilze nicht wachsen, wenn ihnen kein organisches Material zur Verfügung steht, dagegen vortrefflich gedeihen, wenn ihnen beispielsweise neben stickstoffhaltigen Salzen noch Zucker geboten wird. Somit haben wir in den Pilzen eine Gruppe von Organismen, welche in ihrem Stoffwechsel halb tierische, halb pflanzliche Charaktere vereinigen. Aber auch damit sind noch nicht alle tatsächlich vor-

kommenden Verhältnisse erschöpft. In der Welt der Mikroorganismen kommen zahlreiche Formen vor, die ganz ähnliche Übergangsglieder vorstellen, und je mehr wir die höchst eigenartigen Lebensverhältnisse dieser mikroskopischen Wesen, vor allem der Bakterien, erforschen, um so mehr scheint es, als ob in der Gruppe dieser kleinsten Organismen die Verhältnisse des Stoffwechsels überhaupt noch nicht so einseitig differenziert sind wie bei den höher organisierten Tieren und Pflanzen. So hat zuerst der ausgezeichnete Bakterienforscher Winogradsky[1]) Bakterienformen entdeckt, welche in der Erde leben und ganz aus anorganischem Material, nämlich hauptsächlich aus kohlensaurem Ammon und einigen Mineralstoffen ihre lebendige Substanz aufbauen. Diese merkwürdigen Stickstoffbakterien (Nitromonas) verhalten sich also genau wie die grünen Pflanzen, obwohl sie kein Chlorophyll besitzen, während hingegen andere Bakterienformen ohne organische Nahrung nicht bestehen können.

Werfen wir noch einen Blick auf die speziellere Ernährung der Tiere, so herrscht hier in Bezug auf die organischen Nahrungsstoffe auch eine ziemlich bedeutende Verschiedenheit zwischen den einzelnen Tierformen. Es gibt zum Beispiel merkwürdige Anpassungen an einseitige Nahrungsstoffe. So lebt die Raupe der Pelzmotte ausschliefslich von den aus reinem Keratin bestehenden Haaren des Pelzes. Das dem Eiweifs sehr nahe stehende Keratin ist also im stande, alle Elementarstoffe für den Aufbau der lebendigen Substanz, aus der die Pelzraupe besteht, zu liefern. Sonst kann, wie seit langer Zeit schon bekannt ist, nur das Eiweifs als alleiniger Nahrungsstoff, wie z. B. bei den Fleischfressern, hinreichen, um den Bedarf aller zum Aufbau des Körpers erforderlichen Elementarstoffe zn decken, und Pflüger[2]) hat in neuerer Zeit durch eingehende Versuche gezeigt, dafs sogar Hunde selbst dann noch dauernd von reiner Eiweifsnahrung leben können, wenn sie täglich harte Arbeit verrichten müssen. Die Hunde verlieren bei diesen Versuchen schon nach kurzer Zeit fast alles Körperfett, bleiben aber im höchsten Mafse leistungsfähig, kräftig und gesund. Dagegen ist es unmöglich, Tiere allein mit Kohlehydraten oder mit Fetten oder auch mit beiden zusammen am Leben zu erhalten. Die Tiere zehren dann trotz reichlichster Fett- oder Kohlehydratnahrung von ihrem eigenen Körpereiweifs, wie das die fortdauernde Stickstoffausscheidung im Harne zeigt, und gehen schliefslich rettungslos zu Grunde. Der Grund dafür ist ohne weiteres klar, denn da die lebendige Substanz fortwährend von selbst in bestimmtem Mafse zerfällt, mufs sie immer wieder neu aufgebaut werden, wenn das Tier leben soll. Das kann nicht geschehen, wenn dem Tiere kein Stickstoff geliefert wird, der ja den Kohlehydraten und Fetten fehlt. Da aber, wie wir sehen, die Tiere aus anorganischen Verbindungen keinen Stickstoff aufnehmen können, so ergibt sich, dafs die Eiweifskörper, die allein die stickstoffhaltigen Nahrungsstoffe repräsentieren, unumgänglich nötig sind für die Erhaltung des tierischen Lebens. Wir finden also die wichtige Tatsache, dafs die Eiweifskörper allein von allen organischen Substanzen für die Ernährung der Tiere unentbehrlich, aber auch

---

[1]) Winogradsky in Annales de l'institut Pasteur 1890.

[2]) Pflüger: „Die Quelle der Muskelkraft.“ In Pflügers Arch. Bd. L, 1891. — Derselbe: „Über Fleisch- und Fettmästung.“ In Pflügers Arch. Bd. LII, 1892.

in gewissen Fällen allein ausreichend sind, um das Leben der Tiere dauernd zu erhalten. Pflüger unterscheidet daher das Eiweifs als „Urnahrung“ von den Kohlehydraten, Fetten etc., die nur als „Ersatznahrung“ fungieren.

Allen Organismen gemeinsam ist neben der Aufnahme der eigentlichen Nahrung im engeren Sinne die Aufnahme von Sauerstoff, ein Vorgang, der als „Atmung“ bezeichnet wird. Freilich nehmen nicht alle Organismen den Sauerstoff in gleicher Form und aus gleicher Quelle auf. Die Landorganismen nehmen ihn in Gasform aus der Luft, die Wasserorganismen verbrauchen den im Wasser gelösten Sauerstoff, die Gewebezellen entnehmen ihn dem Blute resp. der Lymphe, und manche parasitär lebenden Organismen entziehen ihn chemischen Verbindungen. Dabei nehmen alle Organismen immer nur eine gewisse Menge Sauerstoff in sich auf, auch wenn ihnen mehr Sauerstoff geboten wird; ja, ihr Sauerstoffverbrauch wird im wesentlichen nicht einmal in einem Medium von reinem Sauerstoff vermehrt. Die lebendige Substanz ist also innerhalb gewisser Grenzen ziemlich unabhängig von der Sauerstoffmenge, die ihr zu Gebote steht. Aber alle Organismen ohne Ausnahme bedürfen einer gewissen Menge Sauerstoffs notwendig zum Leben. Sperrt man die Organismen von jeder Sauerstoffquelle ab, so gehen sie nach kürzerer oder längerer Zeit unfehlbar zu Grunde. Ohne Atmung existiert kein Leben.

Schliefslich nehmen alle Organismen ohne Ausnahme Wasser in sich auf und mit dem Wasser gewisse Salze, die, soweit sie nicht schon in der übrigen Nahrung enthalten sind, ebenfalls unentbehrlich sind für die Erhaltung des Lebens, wenn auch in Bezug auf die Art der erforderlichen Salze unter den einzelnen Organismen weitgehende Verschiedenheiten herrschen. Unentbehrlich aber scheinen allen Organismen zu sein die phosphor-, schwefel-, kohlenstoff- und chlorhaltigen Salze des Natriums, Kaliums, Magnesiums, Kalks und Eisens.

Das ist der Überblick über die Nahrungsstoffe der Organismen. Betrachten wir jetzt, wie die einzelne Zelle diese Nahrung in sich aufnimmt.

2. Der Modus der Nahrungsaufnahme von seiten der Zelle.

Die Nahrungsstoffe sind teils in gasförmigem, teils in flüssigem, d. h. gelöstem, teils in geformtem Zustande, aber bei weitem nicht alle lebendigen Zellen sind in der Lage, geformte Nahrung aufzunehmen. Die gröfste Mehrzahl aller Zellen, fast alle tierischen und pflanzlichen Gewebezellen, und viele einzellige Organismen nehmen nur gelöste Nahrung auf, sei es, dafs ihre Nahrung von vornherein gleich ausschliefslich in gelösten Stoffen besteht, sei es, dafs sie die geformte Nahrung erst durch Einwirkung bestimmter Sekrete aufserhalb ihres Zellkörpers in den gelösten Zustand überführen. Nur eine verhältnismäfsig kleine Zahl von Zellformen ist auf die Aufnahme geformter Nahrung eingerichtet.

Die Aufnahme der gasförmigen und gelösten Nahrungsstoffe, die wir als „Resorption“ bezeichnen, ist wesentlich verschieden, je nachdem die betreffenden Zellen eine Membran besitzen oder nicht. Bei den membranlosen Zellen können alle gelösten

Nahrungsstoffe, welcher Art sie auch seien, an der Oberfläche des Protoplasmas ohne weiteres in chemische Wechselbeziehung mit den Stoffen der lebendigen Substanz treten. Anders bei den Zellen, deren Protoplasma durch eine Zellmembran nach aufsen abgegrenzt ist. Hier ist es notwendig, dafs die Nahrungsstoffe die Fähigkeit haben, durch Membranen zu diffundieren. Die Stoffe, welche das nicht können, müssen daher erst in diffusible Formen übergeführt werden, um ins Innere der Zelle zu gelangen.

Eine Zufuhr von gasförmiger und gelöster Nahrung steht aber jeder Zelle zur Verfügung.

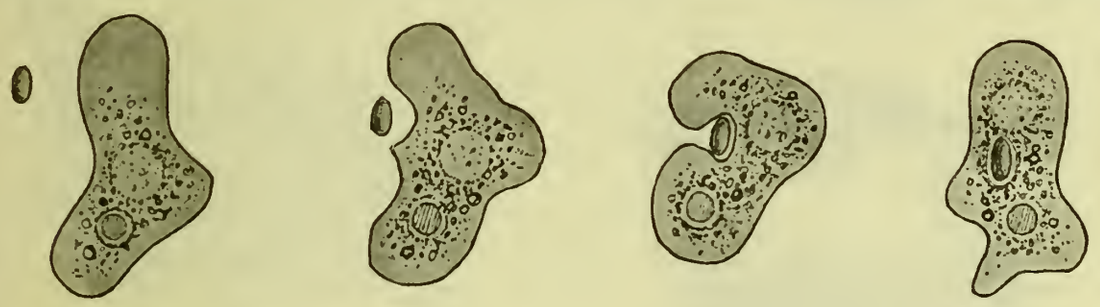
Bei den Pflanzen tritt die Kohlensäure und der Sauerstoff der Luft in direkte Berührung mit den Zellen der Blätter. Ebenso ist es in den Lungen der Wirbeltiere. Die feinsten Äste des Bronchialbaumes endigen in kleinen blinden Säckchen, den sogenannten Lungenalveolen, die von einer äufserst dünnen Lage von Epithelzellen gebildet und von einem dichten, ebenfalls überaus dünnwandigen Netz von Blutgefäfskapillaren umsponnen sind. Durch die dünnen Wände kann der Sauerstoff der in die Lungen eingeatmeten Luft leicht hindurchtreten, um dann von den roten Blutkörperchen gierig aufgenommen und im ganzen Körper umhergetragen zu werden.

Auch die gelösten Stoffe bespülen stets die Oberfläche der Zellen. In den Pflanzen steigen sie mit dem Wasser in feinen röhrenförmigen Kanälen in die Höhe und werden so den Zellen direkt zugeführt. Im zusammengesetzten Tierkörper stehen die Zellen teils unmittelbar, wie die Zellen des Darmepithels, mit den gelösten Nahrungsstoffen des Darmtraktus in Berührung, teils werden sie, wie die sämtlichen übrigen Gewebezellen, vom Blut- resp. Lymphstrom umspült, der ihnen die gelöste Nahrung bereits in bestimmt verarbeiteter Form zuträgt. Auch bei solchen wirbellosen Tieren, die kein eigentliches Blutzirkulationssystem besitzen, stehen die Zellen entweder unmittelbar mit dem umgebenden Wasser in Berührung oder werden von Säften versorgt, die in feinen Interzellularlücken die Zellen umspülen. Am einfachsten schliefslich liegen die Verhältnisse bei einzelligen Organismen, die sich, wie die Algen, Bakterien und andere, stetig in einer Nährlösung, sei es im Wasser mit seinen Salzen, sei es in organischen Flüssigkeiten, befinden.

Eine Aufnahme geformter Nahrung finden wir nur bei wenigen Zellformen. Von den einzelligen Organismen nehmen alle Rhizopoden, die meisten Wimperinfusorien und einige Geifselinfusorien geformte Nahrung auf. Im zusammengesetzten Zellenstaat besitzen die Leukocyten oder weifsen Blutkörperchen, die deshalb von Metschnikoff auch als „Phagocyten“ (Freſszellen) bezeichnet worden sind, ferner die bei niederen Tieren die Rolle von Leukocyten spielenden amöboïden Wanderzellen, dann amöboïde Eizellen, wie sie bei Schwämmen vorkommen, und schliefslich die Darmepithelzellen mancher Tiere diese Fähigkeit. Unter allen diesen Zellformen kann man zwei Typen nach der Art der Aufnahme geformter Nahrung unterscheiden: Die einen können an jeder beliebigen Stelle ihrer Oberfläche die Nahrungskörper in ihre lebendige Substanz aufnehmen; das sind alle amöboïden Zellen, zu denen die Rhizopoden, Leukocyten und Darmepithelzellen gehören; die anderen haben eine besondere, dauernd bestehende Zellmundöffnung, das sind die Wimper- und Geifselinfusorien, die bereits eine bestimmt fixierte Körperform mit festerer Hautschicht besitzen.

Alle Zellen aber, welche überhaupt geformte Nahrung aufnehmen, können es nur vermöge aktiver Körperbewegungen.

Als Beispiel für den ersten Typus kann uns die Nahrungsaufnahme der Amöben dienen. Der Vorgang, den man nur verhältnismäfsig selten vollständig beobachtet, verläuft etwa folgendermafsen. Eine Amöbe, die wir im Wassertropfen unter dem Mikroskop verfolgen, kriecht, indem sie bald hierhin, bald dorthin die lebendige Substanz ihres formlosen Protoplasmakörpers in breite, lappenförmige Ausläufer vorfliefsen läfst, auf der Glasplatte umher (Fig. 46). Plötzlich wendet sie sich auf eine kleine, in der Nähe liegende Algenzelle zu und kriecht heran, bis sie die Algenzelle berührt. Alsbald beginnt ihr Protoplasma in Form der gewöhnlichen lappigen „Pseudopodien“ von der Seite her um die Algenzelle herumzufliefsen, aber durch das herandrängende Protoplasma wird die Algenzelle fortgeschoben, und die Amöbe mufs von neuem einen Versuch machen, mit ihren Pseudopodien die Algenzelle zu umfliefsen. Nach mehreren fruchtlosen Versuchen gelingt es der Amöbe, die Algen-



a *b* *c* *d*

Fig. 46. Amöbe, eine Algenzelle fressend. Vier aufeinanderfolgende Stadien der Nahrungsaufnahme.

zelle in eine solche Lage zu bringen und durch ein feines klebriges Sekret so festzuhalten, dafs ihre Pseudopodien die Alge vollständig umgreifen können. Indem jetzt das Protoplasma immer weiter und weiter um die Algenzelle herumfliefst, schliefst es sie allmählich von allen Seiten her ein, und die Alge befindet sich von einer dünnen Wasserhülle, der sogenannten „Nahrungsvakuole“, umgeben im Innern der Amöbe, die dann unbehindert weiterkriecht. Die Amöbe nimmt also die geformte Nahrung in sich auf, indem ihr Protoplasma den Nahrungskörper einfach umfliefst. Allein nicht immer verläuft der Akt so glatt. Die Schwierigkeiten, welche entstehen, bis der Nahrungskörper, der fortwährend dem Druck des heranfliefsenden Protoplasmas nachgibt, so fixiert ist, dafs ihn das Protoplasma von allen Seiten umschliefsen kann, sind häufig so grofs, dafs die Amöbe sich mit ihren auch nach anderen Seiten fortdauernd vorfliefsenden Pseudopodien nicht selten wieder von ihrem Opfer entfernt und von neuem erst wieder herankriechen mufs, um sich desselben zu bemächtigen, wenn sie sich nicht zu weit aus der Einwirkungssphäre des Nahrungskörpers entfernt hat.

Genau wie bei der Amöbe findet auch die Nahrungsaufnahme bei den anderen Rhizopoden statt, mögen sie nun dicke lappige, feine fadenförmige oder baumartig verästelte Pseudopodien haben. Sind die Nahrungskörper bewegliche Organismen, wie z. B. Infusorien, so bewirken sie durch den Reiz des Anschwimmens an den Rhizopoden-

körper meist die Ausscheidung eines klebrigen Sekretes, die durch den Reiz der Fluchtversuche noch vermehrt wird, so dafs die Nahrungsorganismen immer fester kleben und in das Protoplasma hineingezogen werden können. Auch die amöboïden Wanderzellen und Leukocyten nehmen geformte Stoffe, die sich im Blute oder in den Gewebelücken zwischen den Zellen befinden, ebenso auf wie die Amöben und besitzen, wie METSCHNIKOFF[1]) in neuerer Zeit durch seine bewunderungswürdigen Arbeiten gezeigt hat, eine überaus grofse Bedeutung für den Schutz des Körpers vor Infektionskrankheiten, indem sie gewisse pathogene Bakterien, die in eine Wunde hineingekommen sind, auffressen (Fig. 47), ihre Vermehrung verhüten und den Körper vor weiterer Erkrankung schützen. Endlich schliefst sich auch die

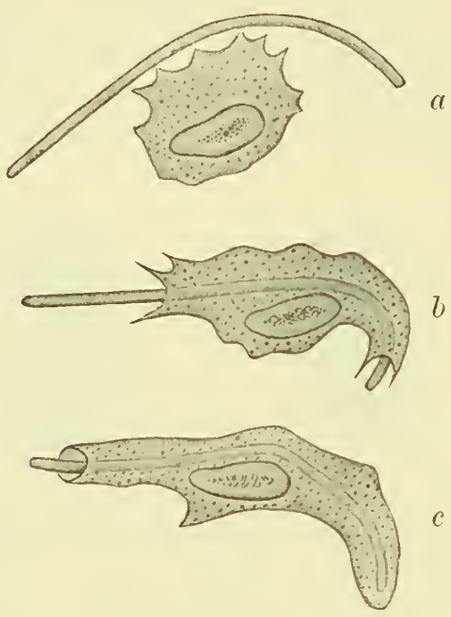


Fig. 47. Leukocyt vom Frosch, einen Bakterienfaden fressend. Drei aufeinanderfolgende Stadien der Nahrungsaufnahme. Nach METSCHNIKOFF.

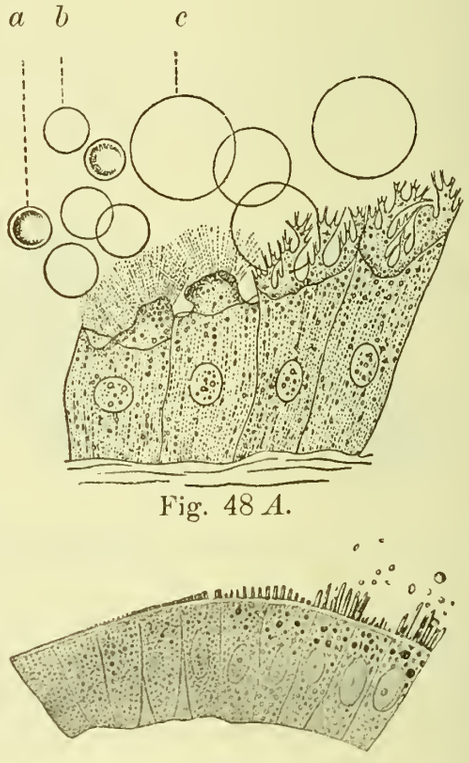


Fig. 48 *A*.

Fig. 48 *B*.

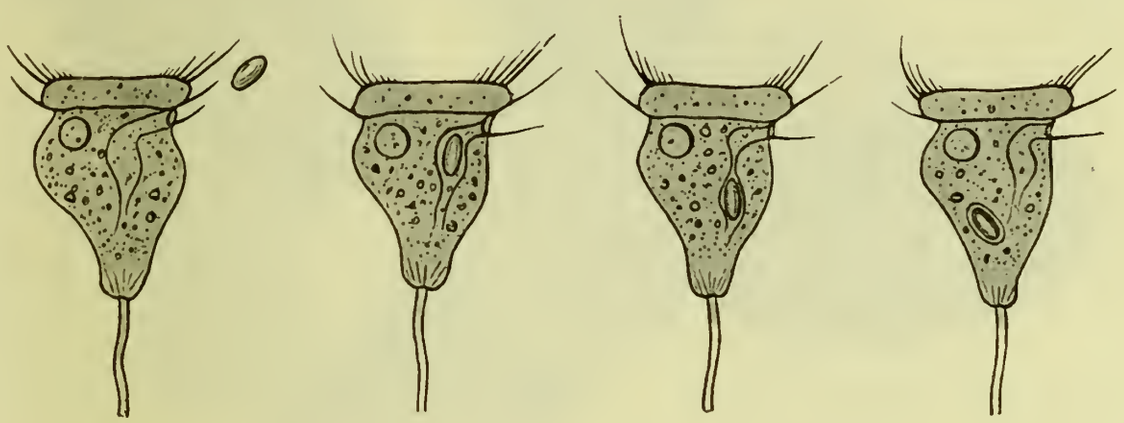
Fig. 48. *A* Darmepithelzellen des Leberegels mit pseudopodienartigen Protoplasmafortsätzen zur Aufnahme der Blutkörperchen *a*, *b* und Chylustropfen *c*. Nach SOMMER. *B* Darmepithelzellen vom Wirbeltier bei der Fettaufnahme. Im Innern der Zellen befinden sich schon einzelne mikroskopische Fetttröpfchen. Nach THANHOFFER.

Aufnahme mikroskopischer Fetttröpfchen von seiten der Darmepithelzellen bei manchen Tieren demselben Modus der Nahrungsaufnahme an. Bei niederen Tieren, z. B. bei Würmern, sind die Darmepithelzellen wirklich amöboïde Zellen und umfliefsen mit ihren Pseudopodien die Fettkügelchen des Speisebreies (Fig. 48 *A*). Bei den höheren Tieren, bei den Säugetieren und dem Menschen dagegen erscheinen die Darmepithelzellen etwas modifiziert. Sie stellen zylindrische Zellen vor, die an ihrer freien Fläche nach dem Darmlumen hin einen gestreiften Saum besitzen. Dieser gestreifte Saum repräsen-

[1]) METSCHNIKOFF: „Untersuchungen über die intrazellulare Verdauung bei Wirbeltieren.“ In Arbeiten aus dem zool. Inst. d. Univ. Wien 1884, Bd. V. — Derselbe: „Über die Beziehungen der Phagocyten zu den Milzbrandbazillen.“ In VIRCHOWS Arch. f. Anat., Physiol. u. klin. Med. Bd. CVII, 1886.

tiert aber, wie Thanhoffer[1]) gezeigt hat, in Wirklichkeit nichts anderes als feine pseudopodienähnliche Protoplasmafortsätze, die ausgestreckt und zurückgezogen werden können. Ob aber diese Protoplasmafortsätze, wie Thanhoffer es beschreibt (Fig. 48 *B*), nach Art der Pseudopodien die Fetttröpfchen als solche in den Zellkörper hineinzuziehen im stande sind, ja ob die Darmepithelzelle bei Wirbeltieren überhaupt geformte Tröpfchen neutralen Fettes aufnimmt, ist in neuerer Zeit durch die Untersuchungen von Biedermann, Flemming, Pflüger, Reuter und anderen sehr zweifelhaft geworden.

Ganz anders sind die Verhältnisse beim zweiten Typus der Nahrungsaufnahme, wo die Zelle eine festere, formbeständige Oberflächenschicht besitzt und nur eine kleine Öffnung, den Zellmund, der direkt ins dünnflüssige Endoplasma führt. Hier vermittelt ausschliefslich die Bewegung der Wimpern und Geifseln der Zelle die Aufnahme der geformten Stoffe. Als Beispiel kann uns die Vorticella dienen, ein Wimperinfusorium, dessen glockenförmiger Zellkörper auf einem kontraktilen Stiel festsitzt und an seinem breiten Ende mit einem spiralförmigen Kranz von Wimpern besetzt ist (Fig. 49). Am Grunde



a *b* *c* *d*

Fig. 49. Vorticella bei der Nahrungsaufnahme in vier aufeinanderfolgenden Stadien. Eine Algenzelle wird in den Zellmund hineingestrudelt und durch den Pharynx ins Endoplasma aufgenommen.

dieses spiralförmigen Wimpertrichters befindet sich der Zellmund, der sich noch ein Stück weit als Zellpharynx in das Protoplasma fortsetzt, aber dann allmählich im dünnflüssigen Endoplasma verschwindet. Die Wimpern des „Peristomkranzes“ schlagen nun fortwährend in rhythmischem Tempo und erzeugen auf diese Weise im Wasser einen Strudel, der so gerichtet ist, dafs er kleine Teilchen, wie Detritus- und Schlammpartikelchen, Bakterien, Algen etc., welche im Wasser suspendiert sind, in den Zellmund hineinstrudelt, von wo sie, mit einer Wasserhülle umgeben, durch Kontraktionen des Körpers in den Zellpharynx und weiter bis in das Endoplasma geschoben werden (Fig. 49). Der Vorgang läfst sich sehr leicht beobachten, wenn man, wie das schon Ehrenberg[2]) getan hat, Karmin- oder Indigokörnchen in das Wasser mischt. Alsdann sieht man, wie die Vorticellen die roten oder blauen Körnchen in sich hineinstrudeln und in ihrem

[1]) Thanhoffer: „Beiträge zur Fettresorption und histologischen Struktur der Dünndarmzotten.“ In Pflügers Arch. Bd. VIII, 1874.

[2]) Ehrenberg: „Die Infusionstiere als vollkommene Organismen.“ Leipzig 1838.

Protoplasma zu Klumpen zusammenballen, die von einer Wasserhülle, der Nahrungsvakuole, umgeben sind.

Ganz ähnlich wie bei Vorticella ist auch die Nahrungsaufnahme bei den anderen Infusorien. Die freischwimmenden Formen suchen häufig festliegende Nahrungsmassen selbst auf und strudeln sie in sich hinein. Ja, es kommt vor, dafs manche Infusorien, wie z. B. Coleps, ein kleines eiförmiges Wimperinfusorium mit zierlichem Gitterpanzer, grofse Nahrungsballen, die breiter sind als ihre Mundöffnung, aufnehmen, indem sie sich mit der Mundöffnung durch die Kraft ihres Wimperschlages auf den Nahrungsballen hinaufpressen,

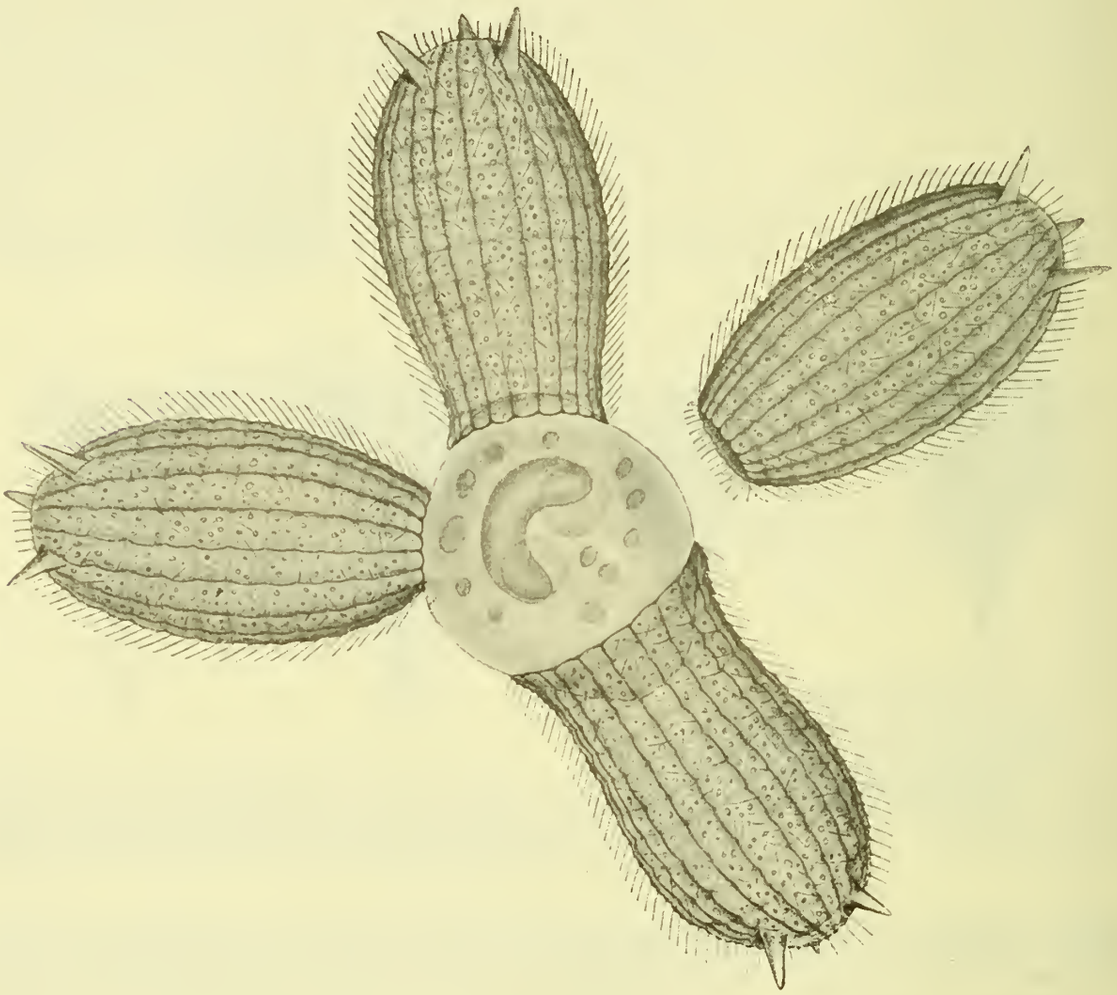


Fig. 50. Vier Individuen von Coleps hirtus, einen Nahrungsballen umschwärmend und aufnehmend.

bis sich die Mundöffnung, wie bei einer Schlange, immer mehr und mehr erweitert. So „lutschen“ sie förmlich den Nahrungsballen in sich hinein (Fig. 50).

Die Aufnahme geformter Nahrung von seiten der Zelle ist also in jedem Falle durch aktive Bewegungen des Zellprotoplasmas oder seiner Bewegungsorganoïde bedingt.

Bei der Aufnahme von Stoffen seitens der lebendigen Zelle verdient eine Erscheinung noch besonderes Interesse, das ist die Tatsache der Nahrungsauswahl. Von verschiedenartigen, in demselben Medium lebenden Zellen nimmt jede Zelle andere Stoffe in sich auf, Stoffe, die sie für den Aufbau gerade ihrer charakteristischen Zellsubstanz nötig hat. Das ist schon deutlich bei den Gewebezellen

hochorganisierter Tiere, z. B. des menschlichen Körpers zu sehen. Hier ist die Blutflüssigkeit das gemeinsame Nährmaterial für alle Gewebezellen. Aber dieser gemeinsamen Nährflüssigkeit entnimmt jede Zellform die gerade für ihr Leben notwendigen Stoffe; die Schleimzelle andere als die Ganglienzelle, die Muskelzelle andere als die Knorpelzelle, die Leberzelle andere als die Sinneszelle u. s. f. Die verschiedenen Zellen wählen gewissermafsen jede nach ihrem Bedürfnis ganz verschiedene Stoffe für sich aus.

Vielleicht noch auffallender ist diese Erscheinung der Nahrungsauswahl bei gewissen freilebenden Zellen, die geformte Nahrung aufnehmen. Cienkowski [1]), der das Leben der niedrigsten Rhizopodenformen, der nackten „Monaden", eingehend studiert hat, gibt uns eine interessante Schilderung davon, wie sich Colpodella und Vampyrella, zwei einfache nackte Rhizopodenzellen, ihre Nahrung ver-

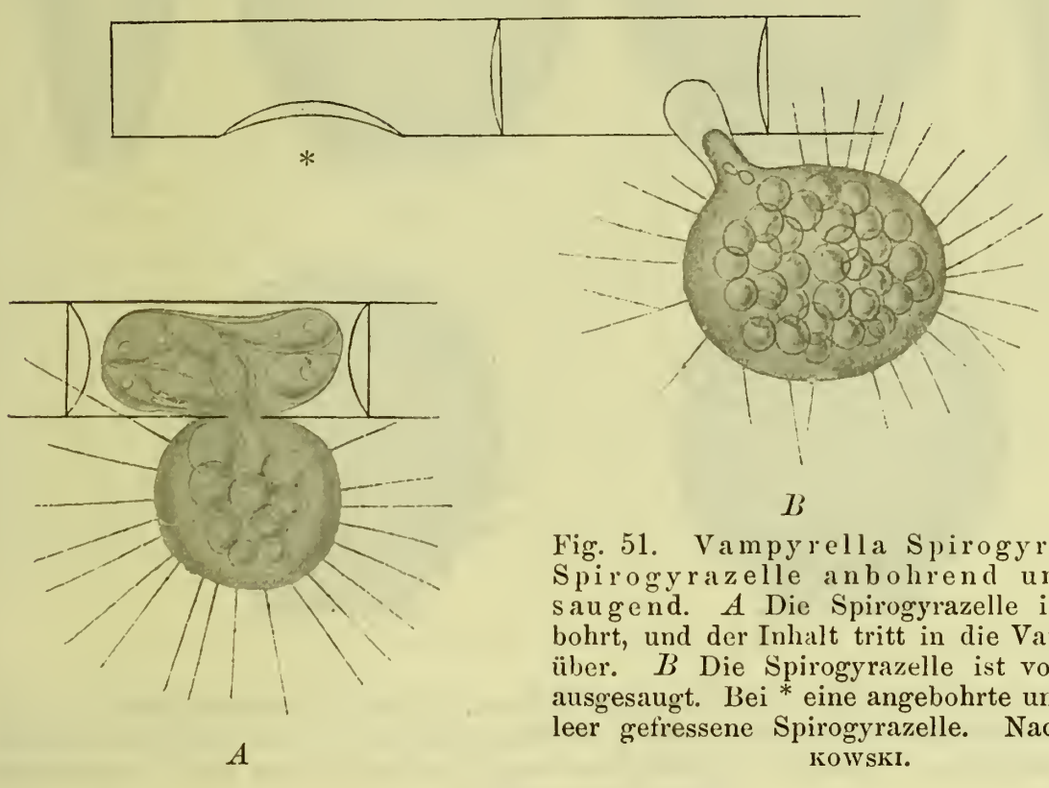


Fig. 51. Vampyrella Spirogyrae, eine Spirogyrazelle anbohrend und aussaugend. *A* Die Spirogyrazelle ist angebohrt, und der Inhalt tritt in die Vampyrella über. *B* Die Spirogyrazelle ist vollständig ausgesaugt. Bei * eine angebohrte und bereits leer gefressene Spirogyrazelle. Nach Cienkowski.

schaffen, die aus lebendigen Algenzellen besteht. Cienkowski erzählt uns: „Obwohl die Zoosporen- und Amöbenzustände der Monaden nur nackte Protoplasmakörper vorstellen, so ist trotzdem ihr Verhalten bei Aufsuchen und Aufnahme der Nahrung so merkwürdig, dafs man Handlungen bewufster Wesen vor sich zu sehen glaubt. So sticht z. B. die Colpodella pugnax die Chlamydomonas an, saugt das heraustretende Chlorophyll und läuft davon. Einen zweiten seltsamen Fall dieser Art bietet die Vampyrella Spirogyrae. Die zu ihr gehörende Amöbe legt sich nämlich an gesunde Spirogyren an, bohrt die Zellwand durch und verschlingt den langsam heraustretenden Primordialschlauch mit dem Chlorophyllbande zusammen. Und nur an Spirogyren scheint sie den Hunger stillen zu können." (Fig. 51.)

Aber wir brauchen gar nicht so weit zu suchen. In unserem

[1]) Cienkowski: „Beiträge zur Kenntnis der Monaden." In Arch. f. mikr. Anat. Bd. I, 1865.

eigenen Körper haben wir Zellen, die sich ganz ähnlich verhalten. Die Leukocyten fressen, wie Metschnikoff[1]) durch seine langjährigen Untersuchungen gezeigt hat, gewisse Bakterienformen, die in den Körper gelangt sind, auf und verdauen sie, während sie andere Bakterien verschmähen, ja sogar geradezu fliehen.

Eine andere, sehr interessante Erscheinung schliefslich, die zwar nicht in der Aufnahme von Nahrung, wohl aber ebenfalls von solchen

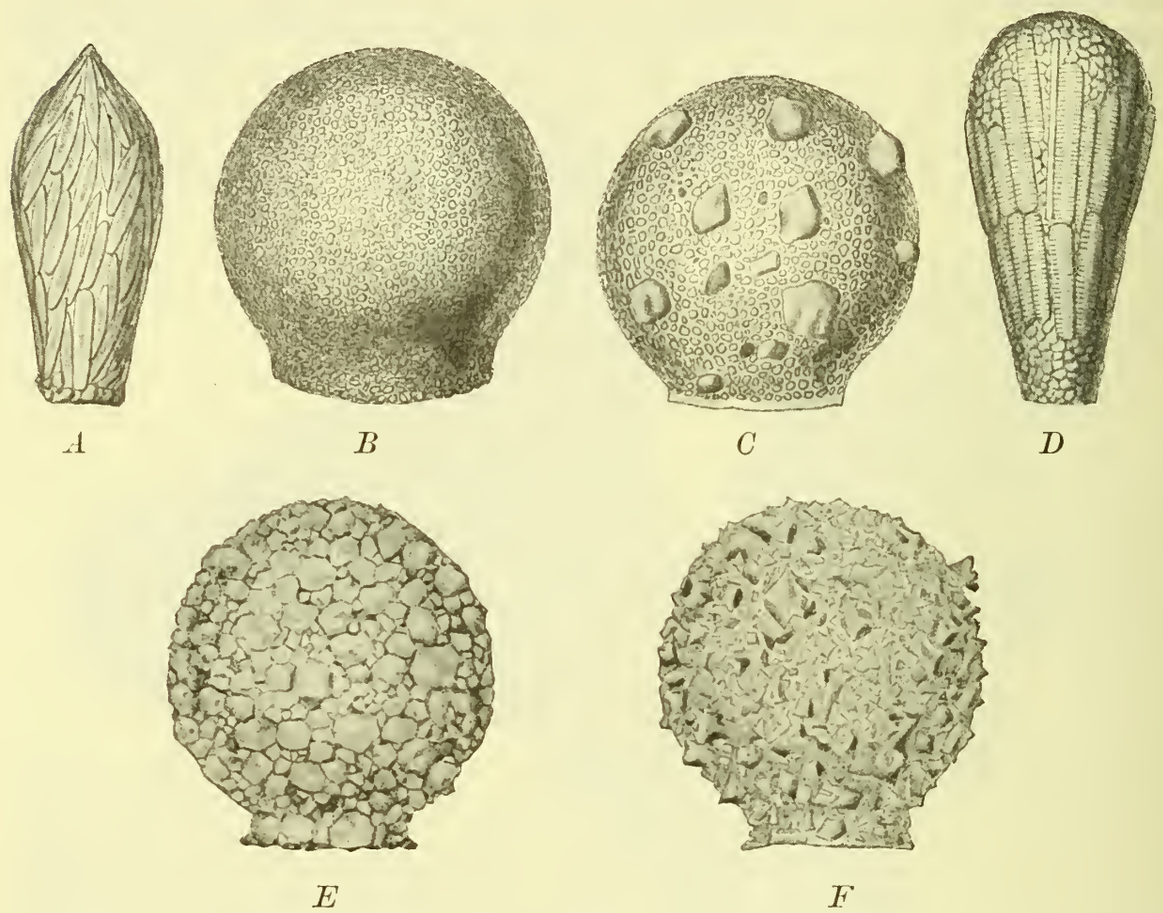


Fig. 52. Verschiedene Difflugien-Gehäuse. *A* aus Diatomeenschalen, *B* aus feinen Sandkörnchen, *C* aus feinen und groben Sandkörnchen, *D* aus Diatomeenschalen und Sandkörnchen, *E* aus groben Sandkörnchen, *F* die gleiche Form wie *E*, aus blauen Glassplittern gebaut.

Stoffen besteht, die im Leben der betreffenden Organismen eine Rolle spielen, ist gleichfalls vielfach, wenn auch mit Unrecht auf ein Auswahlvermögen der Zelle bezogen worden. Es ist die Aufnahme von Schalen- und Gehäusebaumaterial von seiten gewisser schalentragender Rhizopoden. Die Difflugien, einzellige Rhizopoden des Süfswassers, deren nackter Protoplasmaleib in einem überaus zierlichen Gehäuse von Urnen- oder Flaschenform steckt, nehmen das Baumaterial für ihre niedlichen Wohnungen aus dem Schlamm der Tümpel und Seen, an deren Grunde sie leben, mit ihren fingerförmigen „Pseudopodien“ selbst in sich auf[2]). Das Baumaterial ihrer Gehäuse ist sehr verschieden, aber man findet Formen, deren Gehäuse nur aus einem ganz

[1]) Metschnikoff: „Leçons sur la pathologie comparée de l'inflammation.“ Paris 1892.

[2]) Verworn: „Biologische Protistenstudien“ I. In Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 46, 1888.

bestimmten Material zusammengekittet ist (Fig. 52). So findet man Difflugienformen, die ihr Gehäuse nur aus den Panzern der Kieselalgen oder „Diatomeen“ aufgebaut haben, während andere nur Sandkörnchen von bestimmter Gröfse und wieder andere Schlammpartikelchen zu ihrer Maurerarbeit benutzt haben. Man hat daraus den Schlufs ziehen wollen, dafs die Difflugien das Baumaterial unter den ihnen zu Gebote stehenden Stoffen nach bestimmten Gesichtspunkten mit Überlegung auswählen. Allein wir werden später sehen, dafs von einer so grob anthropomorphen Auffassung des Vorgangs gar keine Rede sein kann.

B. Die Umsetzung der aufgenommenen Stoffe.

Den Vorgang des Aufbaues der lebendigen Substanz aus den aufgenommenen Nahrungsstoffen bezeichnen wir am besten, wenn wir, wie das schon mehrfach geschehen ist, einen Begriff der Botaniker verallgemeinern, mit dem Worte „Assimilation“. Unter Assimilation im engeren Sinne wird seit langer Zeit in der Botanik die synthetische Bildung des ersten sichtbaren organischen Stoffes, der Stärke, aus den aufgenommenen anorganischen Verbindungen in der Pflanze verstanden. Allein es ist zweckmäfsig, den Begriff zu erweitern und ihn auch für den Aufbau der komplizierteren organischen Verbindungen, vor allem der Eiweifskörper, und zwar nicht blofs in der Pflanze, sondern auch im Tiere, zu verwenden. Wir würden daher unter Assimilation die Gesamtheit der Prozesse verstehen, welche zum Aufbau der lebendigen Substanz bis zum Höhepunkt ihrer kompliziertesten Konstitution, der Synthese der Eiweifsverbindungen, führen, und können dann dem Aufbau oder der „Assimilation“ den Zerfall als „Dissimilation“ gegenüberstellen.

1. Extrazellulare und intrazellulare Verdauung.

„Corpora non agunt nisi soluta.“ Dieser alte Satz spielt im Leben der Zelle eine überaus grofse Rolle. Damit die aufgenommenen Nahrungsstoffe chemisch wirken und zum Aufbau der lebendigen Substanz verwendet werden können, müssen sie in gelöstem Zustande sein; da aber die vom Organismus aufgenommene Nahrung zum Teil geformte Nahrung ist, mufs sie erst in lösliche Formen übergeführt werden, und diesen Vorgang bezeichnen wir als Verdauung. Wir sahen, dafs nur wenige Zellen die Fähigkeit haben, geformte Nahrung in sich aufzunehmen; bei diesen sprechen wir dann von einer „intrazellularen Verdauung“, da die Überführung der geformten Nahrung in lösliche Verbindungen hier im Innern der Zelle vor sich geht. Die grofse Mehrzahl der Zellen dagegen kann keine geformte Nahrung in ihren Zellkörper hineinziehen; bei ihnen mufs also die Umsetzung der geformten Nahrungsstoffe in lösliche Formen schon aufserhalb der Zelle stattfinden, damit eine Aufnahme möglich ist. Wir bezeichnen daher diese Umformung als „extrazellulare Verdauung“ und die Aufnahme der gelösten Nahrung als „Resorption“.

Die Überführung der geformten Nahrung, wie der geronnenen Eiweifskörper, der Stärke, der Fette etc., in lösliche Verbindungen

geschieht durch Einwirkung bestimmter Sekrete, welche der Zellkörper nach aufsen abgibt. Diese eigentümlichen Sekrete werden „Enzyme“ oder gelöste Fermente genannt. Den Erfolg ihrer Wirkung können wir uns auch aufserhalb des Organismus vor Augen führen, indem wir ein Enzym, z. B. das „Pepsin“, das von den Zellen der Magendrüsen produziert wird, auf eine geronnene Eiweifsflocke einwirken lassen. Tun wir z. B. in ein Becherglas eine Lösung von Pepsin in Wasser, das wir mit dem gleichen Volumen 0,4prozentiger Salzsäure versetzt haben, so sind wir im Besitze eines künstlichen

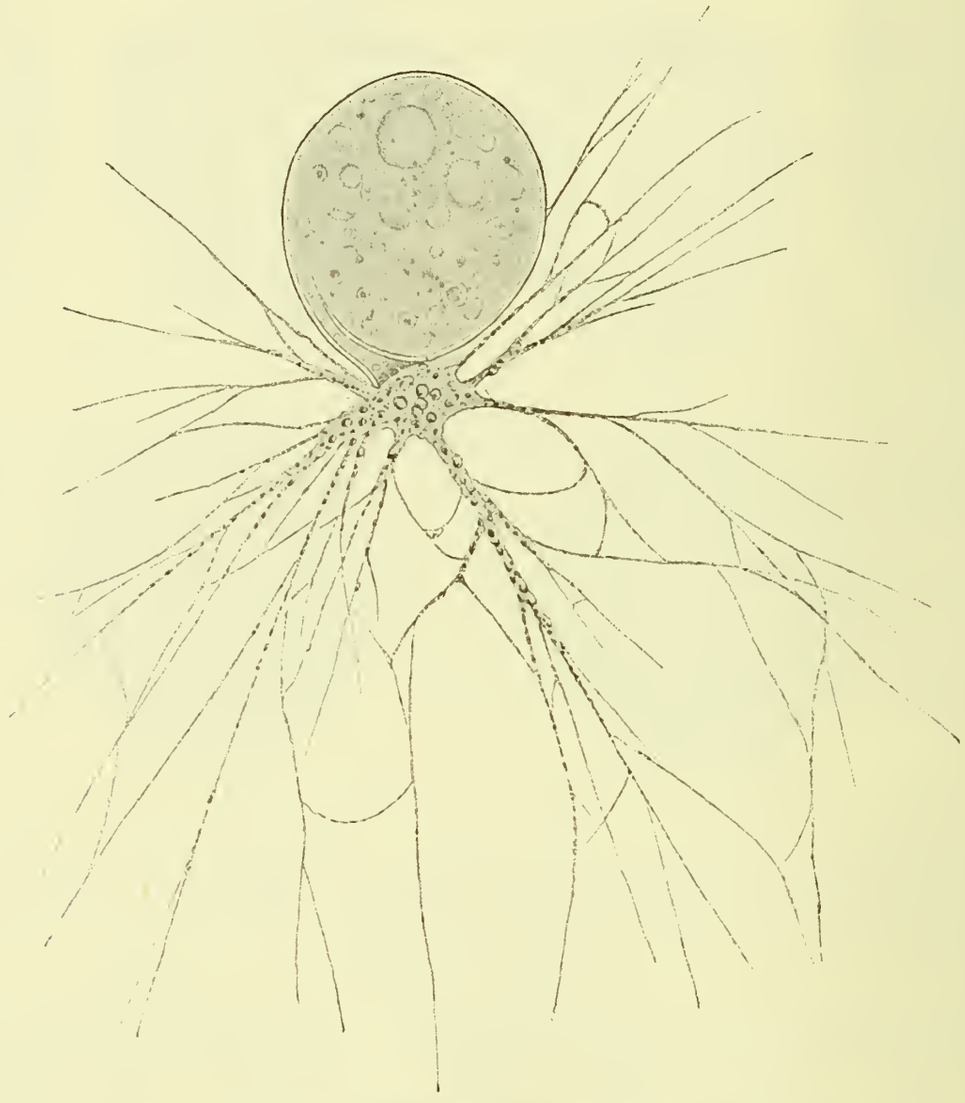


Fig. 53. Lieberkühnia, ein Süfswasserrhizopod, aus dessen eiförmiger Schale verzweigte Pseudopodienstränge heraustreten.

Magensaftes. Wenn wir in diese Verdauungslösung eine Fibrinflocke, d. h. eine Flocke jenes Eiweifskörpers, der durch seine spontane Koagulation die Gerinnung des Blutes aufserhalb der Blutgefäfse herbeiführt, hineinlegen und das Becherglas in einem Verdauungsofen auf Körpertemperatur erwärmen, so finden wir nach einiger Zeit, dafs die feste Fibrinflocke anfängt, aufzuquellen, von aufsen her durchsichtig zu werden und sich allmählich in der Flüssigkeit aufzulösen. Schliefslich ist die ganze Fibrinflocke als solche verschwunden, und wir finden statt ihrer in der Flüssigkeit verteilt Pepton, jene Modifikation der

Eiweifskörper, die, wie wir bereits früher gesehen haben, durch hydrolytische Spaltung des polymeren Eiweifsmoleküls entsteht, in Wasser löslich ist, durch organische Membranen diffundiert und beim Kochen nicht mehr gerinnt. Neben dem Pepton finden wir noch gewisse Übergangsstufen zwischen dem nativen Eiweifs und dem Pepton, die ebenfalls in Wasser löslich sind und als Albumosen bezeichnet werden. Auf die eigentümliche Wirkungsweise der Fermente selbst werden wir sogleich näher eingehen.

Was hier bei der extrazellularen Verdauung aufserhalb des Zellkörpers geschieht, was wir sogar im Reagenzglase nachahmen können, das erfolgt bei der intrazellularen Verdauung innerhalb des Protoplasmas. Auch hier können wir den Prozefs verfolgen, und zwar am besten an dem nackten Protoplasmaleib der Rhizopoden. Lieberkühnia ist ein grofses Süfswasserrhizopod, aus dessen eiförmiger membranöser Schale durch eine Öffnung am spitzen Pol dicke, baumartig verzweigte Pseudopodienstränge heraustreten (Fig. 53). Beobachten wir mit dem Mikroskop, wie die Lieberkühnia ein heftig gegen seine Pseudopodien anschwimmendes Infusorium fängt und verdaut[1]), so sehen wir, dafs die Beute zuerst an den Pseudopodien hängen bleibt, durch starke Fluchtbewegungen sich immer fester und fester verstrickt und nun allmählich, sei es ganz, sei es teilweise, vom Pseudopodienprotoplasma umflossen wird (Fig. 54). Einige Zeit dauern die Bewegungen des Infusoriums noch fort, bald aber werden sie matter und matter, und gleichzeitig beginnt sich schon seine Körperform zu verändern. Dann sieht man, wie es an Volumen immer mehr abnimmt, während flüssige und körnige Teile seines Protoplasmakörpers auf das Pseudopodienprotoplasma übertreten, sich mit diesem mischen und nicht mehr unterscheidbar dem Zentralkörper der Lieberkühnia zuströmen. So wird allmählich der ganze Körper des Infusoriums aufgelöst, und sein verflüssigter Inhalt mischt sich mit dem Protoplasma der Lieberkühnia, bis nichts Unterscheidbares mehr von ihm übrig geblieben ist. In anderen Fällen der intrazellularen Verdauung wird der Nahrungskörper, wie z. B. bei den Amoeben und Infusorien, innerhalb des Endoplasmas von einer Nahrungsvacuole umgeben und in derselben Weise aufgelöst, wie in dem Exoplasma der Lieberkühnia. Sehr interessant sind ferner die Beobachtungen, die Mifs Greenwood[2]) an Infusorien gemacht hat. Sie verfolgte die Schicksale der aufgenommenen Nahrungsmassen bei Vorticellinen, speziell bei Carchesium, und fand dabei, dafs sie, während sie ihrer Verdauung unterliegen, einen ganz bestimmten Weg im Zellkörper zurücklegen, nämlich vom Zellpharynx (Fig. 55, vgl. auch Vorticella pag. 153, Fig. 49) nach der Basis der Zelle und schliefslich nach der Zellmundöffnung, wo die unverdauten Massen wieder ausgeworfen werden. Dabei ist es sehr bemerkenswert, dafs die Nahrungsmassen in der Konkavität, die der wurstförmige Zellkern dem Zellinneren zukehrt, längere Zeit liegen bleiben, um hier hauptsächlich ihre Zersetzung zu erfahren. Es deutet diese Tatsache offenbar auf eine nähere Anteilnahme des Kerns an der Verdauung der Nahrungsmassen in der Zelle hin. Bei

[1]) Verworn: „Psycho-physiologische Protistenstudien.“ Jena 1889, Tafel III.

[2]) Greenwood: „On the constitution and mode of formation of »Food vacuoles« in Infusoria as illustrated by the history of the processes of digestion in Carchesium polypinum.“ In Philosophical Transactions of the Royal society of London vol. CLXXXV, 1894.

Paramaecium hat Herr Pütter vor kurzem die Zirkulation des Protoplasmas mit den Nahrungsmassen verfolgt und mir die nachstehende Zeichnung (Fig. 56) freundlichst zur Verfügung gestellt, auf der die Pfeile den Weg der Strömung angeben.

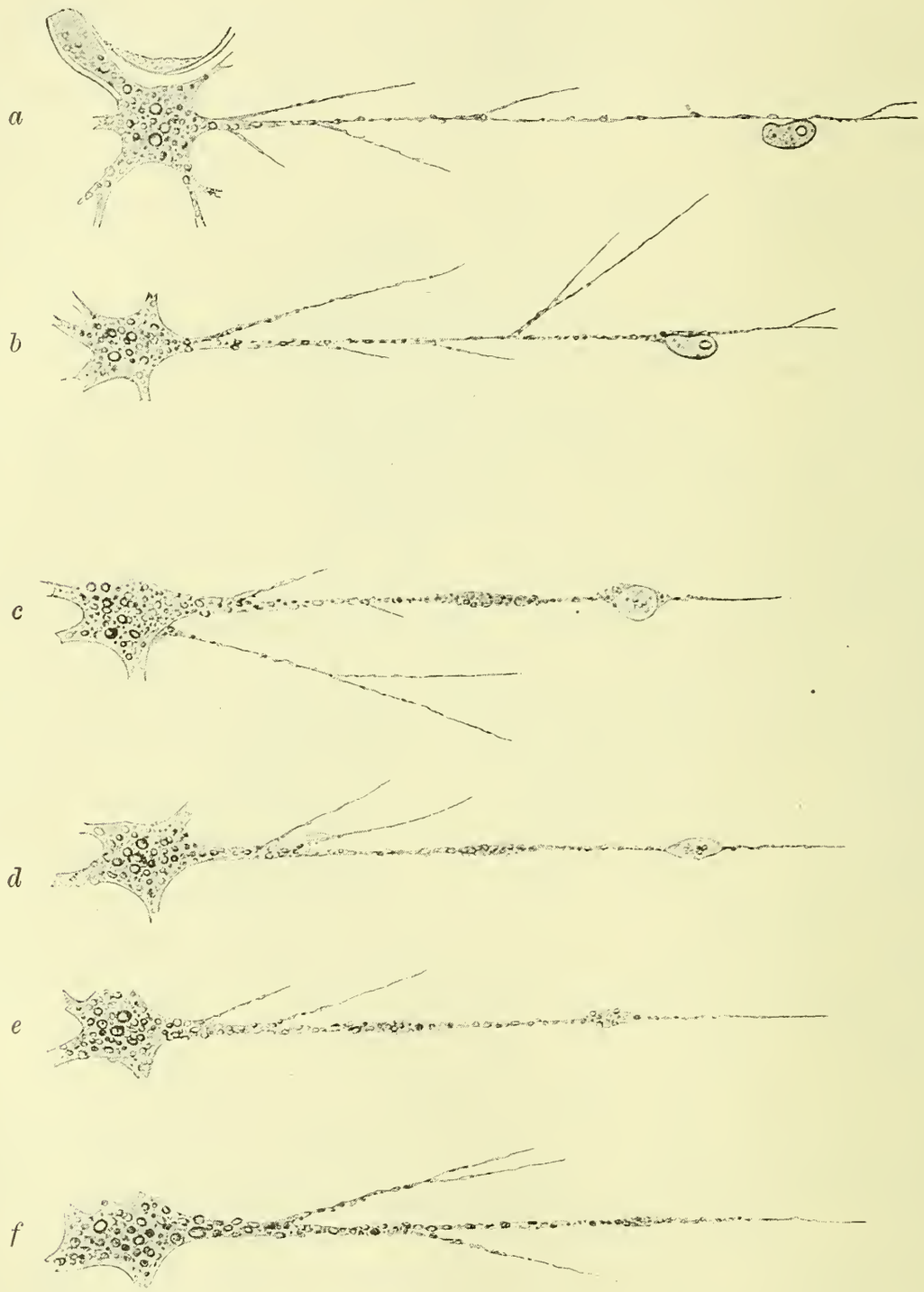


Fig. 54. Ein lang ausgestrecktes Pseudopodium von Lieberkühnia, auf dem sich ein Infusorium (Colpidium colpoda) gefangen hat. *a*, *b*, *c*, *d*, *e*, *f* verschiedene Stadien der Verdauung dieses Infusoriums.

Ebenso wie die Eiweifskörper durch das „Pepsin“ in saurer und durch das „Trypsin“ in alkalischer Lösung werden auch die unlöslichen Kohlehydrate, wie Stärke, sowohl bei intrazellularer als bei extrazellularer Verdauung durch die Einwirkung gewisser Enzyme

in lösliche Formen übergeführt. Die Stärke ist, wie wir sahen, ein Polysaccharid, das aus der Vereinigung mehrerer Zuckermoleküle in Anhydritform besteht. Bei der Einwirkung der Enzyme, z. B. des „Ptyalins“, des Speichel- und des Pankreassaftes im Tiere oder der „Diastase“ in der Pflanze, wird nun das polymere Stärkemolekül

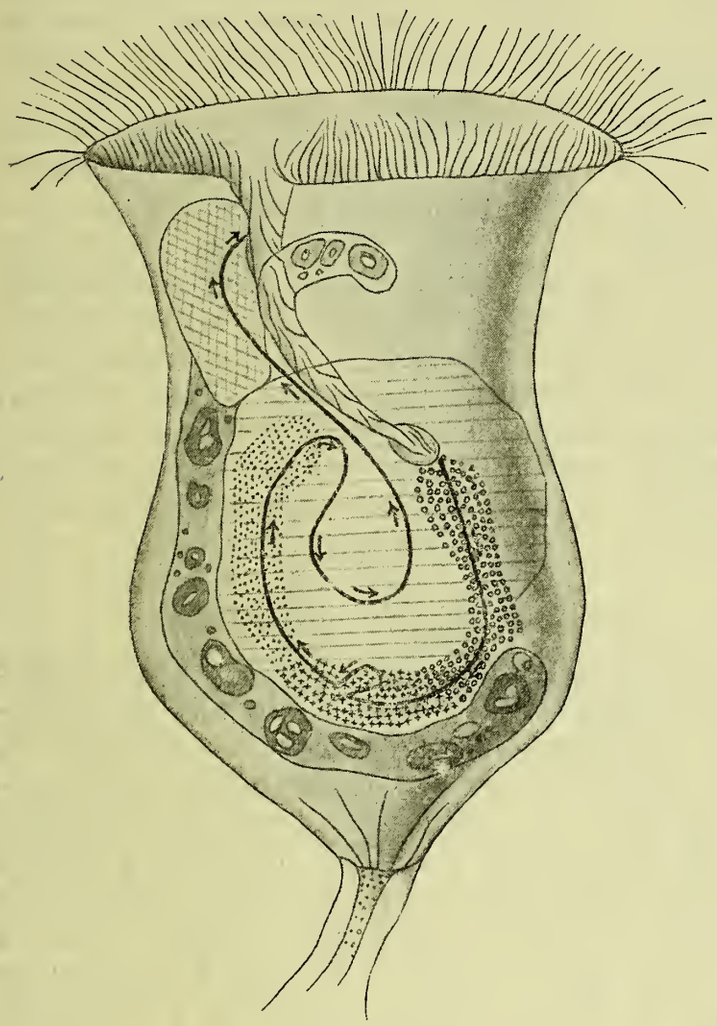


Fig. 55.

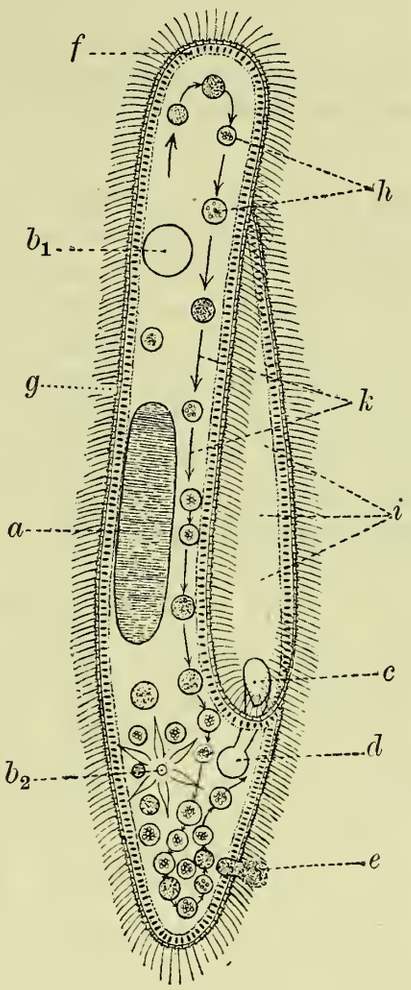


Fig. 56.

Fig. 55. Carchesium polypinum. Schema des Weges, welchen die aufgenommene Nahrung nimmt bis zur Verdauung und zum Auswurf der Exkretstoffe. Die Nahrung tritt durch den Pharynx ein und wird nach unten transportiert (kleine Kreise), wo sie sich in die Konkavität des wurstförmigen Zellkerns (an den dunkleren Einlagerungen zu erkennen) lagert. In der Konkavität des Zellkerns bleibt sie eine Zeitlang in Ruhe (Kreuzchen). Dann wird sie an der anderen Seite nach oben befördert (Punkte) und kommt zurück in den Mittelpunkt der Zelle, wo ihre Auflösung erfolgt. Die Exkrete werden durch die Zellmundöffnung wieder nach aufsen entfernt. Die schwarze Linie mit Pfeilen gibt die Richtung des Weges an. Nach Greenwood.

Fig. 56. Paramaecium aurelia, *a* Zellkern, b_1 und b_2 die alternierend pulsierenden Vakuolen (b_1 in Diastole, b_2 in Systole mit deutlich sichtbaren radiären Abzugskanälchen), *c* Zellmund, *d* Zellschlund, *e* Zellafter, *f* die Trichocysten, *g* die Basalkörperchen der Wimpern, *h* mehr oder weniger veränderte Nahrungsballen, *i* Peristomfeld, *k* Pfeile, die den Weg der langsamen Protoplasmaströmung anzeigen. Nach Pütter.

unter Wasseraufnahme in Maltose und diese weiterhin durch die „Maltase“ in die einfachen Traubenzuckermoleküle gespalten, die in Wasser löslich sind. Bei der intrazellularen Verdauung der Infusorien

werden die Stärkekörner, wie M. Meissner[1]) gezeigt hat, von aufsen her langsam angedaut, so dafs sie wie angefressen erscheinen (Fig. 57), bis sie schliefslich ganz aufgelöst sind. Indessen scheint es nach den ausgezeichneten Untersuchungen von Mifs Greenwood[2]) und Meissner (l. c.), dafs Rhizopoden, wie z. B. Amöben, obwohl sie gelegentlich Stärke in sich aufnehmen, dieselbe doch nicht zu verdauen im stande sind.

Fig. 57. Angedaute Stärkekörner, die von einem Infusorium gefressen und angedaut worden sind. Nach M. Meissner.

Die Fette endlich werden bei der extrazellularen Verdauung durch das Fettferment, das „Steapsin", ebenfalls unter Wasseraufnahme gespalten in Glycerin und Fettsäuren, wovon die letzteren sich mit Alkalien zu Seifen verbinden. Glycerin sowie Seifen aber sind löslich und können resorbiert werden. Dagegen findet bei der intrazellularen Aufnahme der neutralen Fetttröpfchen als solcher nicht immer eine sofortige Verdauung statt. Wie Meissner beobachtet hat, behalten Amöben und Infusorien aufgenommene Fetttröpfchen Tage lang unverändert in ihrem Protoplasma, und Mifs Greenwood hat gefunden, dafs Amoeba und Actinosphärium das aufgenommene Fett überhaupt nicht verdauen.

2. Die Enzyme und ihre Wirkungsweise[3]).

Die Enzyme sind eine physiologisch so überaus interessante Gruppe von Körpern, dafs es sich lohnt, etwas näher auf sie einzugehen und vor allem ihre eigentümliche Wirkungsweise kennen zu lernen. Wir verstehen nämlich unter Enzymen oder gelösten Fermenten eine Reihe hochkomplizierter organischer Körper aus dem Tier- und Pflanzenreich, welche die merkwürdige Eigentümlichkeit haben, gewisse chemische Umsetzungen herbeizuführen, ohne selbst dabei verbraucht zu werden. Wenn man mit einer bestimmten Menge eines Enzyms eine grofse Masse einer chemischen Verbindung gespalten hat, so findet man die ursprüngliche Menge des Enzyms noch unverändert in der Flüssigkeit vor. Unter geeigneten Bedingungen kann man daher mit einer kleinen Menge des Enzyms eine unbegrenzte Menge gewisser Stoffe zerspalten.

Leider sind unsere Kenntnisse vom Wesen der Enzyme und ihrer Wirkungsweise noch immer verschwindend gering trotz der fortwährenden Verwendung, die der Begriff auf Schritt und Tritt in der Physiologie findet.

Zunächst ist schon die chemische Natur der Enzyme so gut wie unbekannt. Zwar kann man in manchem Lehrbuch lesen: „Die Enzyme sind komplizierte stickstoffhaltige Verbindungen, die den

---

[1]) M. Meissner: „Beiträge zur Ernährungsphysiologie der Protozoen." In Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XLVII, 1888.

[2]) Greenwood: On the digestive process in some Rhizopods." In Journal of Physiology vol. VII and vol. VIII, No. 5.

[3]) Bei der Neubearbeitung dieses heute so aktuellen Abschnitts habe ich zum grofsen Teil das gleichlautende Kapitel meiner vor kurzem erschienenen Untersuchung: „Die Biogenhypothese. Eine kritisch-experimentelle Studie über die Vorgänge in der lebendigen Substanz", Jena 1903, übernommen.

Eiweifskörpern nahestehen", aber das ist nichts Besseres als eine Vermutung, und das gleiche gilt von der in neuerer Zeit mehrfach geäufserten Ansicht, dafs die Enzyme zur Gruppe der Nukleoproteïde gehören. Bis jetzt ist noch kein Enzym mit Sicherheit isoliert worden, geschweige denn in seiner chemischen Zusammensetzung erkannt, selbst nicht einmal die am besten studierten Enzyme der Verdauungssäfte. Auch die neueren Angaben von Pekelharing [1]), dafs es ihm gelungen sei, das Pepsin des Magensaftes rein darzustellen, ändern an dieser Tatsache nichts. Wenn Pekelharing versichert, das Pepsin als chemisches Individuum isoliert zu haben, so kann man ihm das glauben, wenn man will. Einen Beweis für seine Behauptung hat er nicht geliefert, denn es existiert kein Kriterium, auf Grund dessen man wirklich entscheiden könnte, ob das Pekelharingsche Pepsin ein chemisches Individuum ist oder ein Gemisch. Nach den Befunden von Friedenthal und Miyamota [2]) läfst sich die Nukleïnsäure- wie die Eiweifskomponente entfernen, ohne dafs die enzymatische Wirksamkeit des Pepsins oder Trypsins verloren geht. Die Sache liegt hier also genau so zweifelhaft wie bei den verschiedenen Eiweifskörpern, von denen wir ebenfalls nicht mit Gewifsheit sagen können, ob sie chemisch einheitliche Verbindungen sind oder Gemische von solchen. Ja, bei vielen Eiweifskörpern steht es sogar vielleicht noch insofern besser, als man allenfalls ihre Kristallisationsfähigkeit für ihren Charakter als chemische Individuen geltend machen kann. Das ist bei den Enzymen nicht einmal der Fall. Aber selbst wenn es gelänge, Enzyme rein zu gewinnen, dann wäre noch immer ihre stereochemische Konstitution zu ermitteln. Davon scheinen wir aber noch weiter entfernt zu sein wie bei den Eiweifskörpern.

Bei diesem Zustande bleibt also nichts übrig, als die Enzyme lediglich durch ihre Wirkung zu charakterisieren und, wie oben gesagt, das Gemeinsame in ihrer Wirkung darin zu sehen, dafs sie grofse Mengen bestimmter chemischer Verbindungen spalten können, ohne selbst dabei verbraucht zu werden.

Bei dieser Charakteristik kommt aber wesentlich die Frage in Betracht, wie man sich diese eigentümliche Wirkungsweise der Enzyme chemisch oder physikalisch zu denken hat. Die alte Liebigsche Vorstellung, dafs das Fermentmolekül die Schwingungen seiner eigenen Atome auf die der zu spaltenden Verbindung überträgt und dadurch das chemische Gleichgewicht im Molekül dieser Verbindung stört, ist heute wohl gänzlich verlassen worden. Die heutigen Vorstellungen über die Theorie der Enzymwirkungen betrachten als Prinzip derselben die chemische Affinität des Enzymmoleküls zu dem Molekül der Verbindung, auf die es wirkt, und ordnen die Enzymwirkungen ganz allgemein der grofsen Gruppe von katalytischen Prozessen unter, die wir in ihren einfachsten Fällen schon lange aus der anorganischen Chemie kennen. Um ein Verständnis für eine Erscheinung zu gewinnen, ist es immer der zweckmäfsigste Weg, dieselbe in ihrer einfachsten bekannten Form zu studieren, und das hat bekanntlich heute zu einem eingehenden Studium der einfachsten katalytischen Prozesse von seiten der physikalischen Chemie geführt. Vor allem hat Ostwald

[1]) Pekelharing, „Mitteilungen über das Pepsin." In Zeitschr. f. physiol. Chem., Bd. 35, 1902.

[2]) Friedenthal und Miyamota, „Über die chemische Natur des Pepsins und anderer Verdauungsenzyme." Im Zentralbl. f. Physiol., Bd. 15, 1902.

in dieser Beziehung anregend gewirkt, indem er zunächst versucht hat, den Begriff der Katalyse faſsbar zu definieren. Er findet das Wesen der Katalyse in der Geschwindigkeitsänderung eines chemischen Vorganges durch die Gegenwart eines fremden Stoffes, den er „Katalysator“ nennt. „Ein Katalysator ist jeder Stoff, der, ohne im Endprodukt einer chemischen Reaktion zu erscheinen, ihre Geschwindigkeit verändert[1]). Es ist hier nicht der Ort, die Frage aufzuwerfen, ob diese Definition wirklich allgemein durchführbar ist und vor allem, ob sie sich in dieser so sehr heterogene Dinge zusammenfassenden Form als praktisch erweisen wird. Jedenfalls ist die Analogisierung der Enzymwirkungen mit den einfachsten katalytischen Prozessen der Chemie durch das eingehendere Studium der letzteren von seiten Ostwalds und seiner Schüler für die Auffassung der ersteren aufserordentlich fruchtbar geworden. Besonders die Arbeiten von Bredig[2]), der die Metalle in ihrem kolloiden Zustande direkt als anorganische Fermente“ bezeichnet, haben eine solche Fülle von interessanten Übereinstimmungen zwischen diesen und den organischen Enzymen zum Teil neu entdeckt, zum Teil näher beleuchtet, dafs man hinsichtlich der Wirkungsweise beider wohl ohne allzuschwere Bedenken das gleiche Prinzip voraussetzen darf.

Das gewöhnlich als Paradigma zitierte Beispiel einer katalytischen Wirkung ist bekanntlich die Katalyse des Wasserstoffsuperoxyds durch Platin. Nach der von Bredig neuerdings gegebenen Formulierung ist der Vorgang dabei folgender:

1. $yH_2O_2 + nPt = Pt_nO_y + yH_2O$,
2. $Pt_nO_y + yH_2O_2 = nPt + yH_2O + yO_2$.

Das heifst: Das Platin reifst aus dem Molekül des Wasserstoffsuperoxyds ein Atom Sauerstoff heraus, bildet selbst ein Oxyd und gibt beim Hinzutritt neuer Wasserstoffsuperoxydmoleküle wieder Sauerstoff ab, indem derselbe mit dem zweiten Atom Sauerstoff eines Wasserstoffsuperoxydmoleküls sich zu austretenden Sauerstoffmolekülen vereinigt. Schält man aus diesem Vorgang das Prinzip heraus, so liegt es in der Bildung und dem Wiederzerfall eines Zwischenproduktes. Der katalytisch wirkende Stoff fesselt durch seine Affinität einen Bestandteil der Verbindung, die er dadurch spaltet, und gibt denselben an einen Körper mit stärkerer Affinität wieder ab, so dafs der Katalysator immer wieder für neue Spaltungen zur Verfügung steht.

Dieses Prinzip ist offenbar ziemlich weit verbreitet. So liegt es z. B. nach der bereits sehr alten und noch immer allgemein gebräuchlichen Auffassung von Clément und Désormes dem Bleikammerprozefs bei der Herstellung der englischen Schwefelsäure zu Grunde, wo die Oxyde des Stickstoffes die Rolle des Katalysators spielen, indem sie einerseits fortwährend Sauerstoff aus der Luft aufnehmen und Salpetersäure bilden, anderseits fortwährend Sauerstoff an die schwefelige Säure abgeben und dieselbe zu Schwefelsäure oxydieren. Auch die Reduktion des Indigblaues zu Indigweifs durch Trauben-

[1]) Ostwald: „Über Katalyse“. Verhandl. d. Hamburger Versammlung deutsch. Naturf. u. Ärzte, Teil 1, 1902, S. 184.

[2]) Bredig u. R. Müller von Berneck: „Über anorganische Fermente“. In Zeitschr. f. physiol. Chem., Bd. 31, 1889, p. 258 — Bredig: „Anorganische Fermente“, Leipzig 1901.

zucker in einer mit kohlensaurem Natron versetzten Lösung und die fortwährende Reoxydation des Indigweifses zu Indigblau bei Zutritt von Luftsauerstoff beruht jedenfalls auf dem gleichen Prinzip. In diesem Falle ist der Indigofarbstoff der Katalysator. Ferner dürfte hierher gehören die Oxydation des Trimethylamins und seine Reduktion durch reduzierende Substanzen und noch manches andere Beispiel. Indessen sind alle diese Prozesse bisher noch nicht so gründlich auf die bei ihnen ablaufenden Zwischenreaktionen hin durchgearbeitet, dafs ihre Auffassung als katalytische Prozesse im Sinne der Platinkatalyse des Wasserstoffsuperoxyds schon genügend gesichert erschiene.

Es soll hier nicht unerwähnt bleiben, dafs möglicherweise der Reaktionsmechanismus auch bei der Wasserstoffsuperoxydkatalyse sogar in wesentlich anderer Gestalt sich vollzieht als die hier zu Grunde gelegte, schon von Traube vertretene Auffassung ihn darstellt, wonach das Wasserstoffsuperoxyd zugleich Oxydations- und Reduktionsmittel ist. So vertritt Manchot nach einer persönlichen Mitteilung seinerseits auf Grund seiner Untersuchungen über die Superoxyde des Eisens und die katalytischen Wirkungen der Eisensalze[1]) die Anschauung, dafs das Wasserstoffsuperoxyd lediglich peroxydierend auf das Metall wirkt und dafs die Sauerstoffentwicklung dann auf einem spontanen Zerfall der Superoxyde beruht. Wie dem aber auch sei, in jedem Falle haben wir dasselbe Prinzip, dafs eine bestimmte Verbindung, im vorliegenden Falle ein Metalloxyd, fortwährend zerfällt und sich wieder bildet.

Macht man die Annahme, dafs den Wirkungen der Enzyme das gleiche Prinzip zu Grunde liegt wie dieser Gruppe von katalytischen Vorgängen, so sind die eigenartigen enzymatischen Prozesse in der organischen Natur auf ein ungemein einfaches Schema zurückgeführt. Eine solche Annahme aber hat durchaus nichts gegen sich. Im Gegenteil, sie ist im höchsten Grade wahrscheinlich, wenn sie auch naturgemäfs erst ihre endgültige Bestätigung finden kann, nachdem die Enzyme hinsichtlich ihrer chemischen Konstitution genau bekannt und die Zwischenreaktionen bei ihrer Wirkung ermittelt sind.

Bei einer Gruppe von Enzymen wird diese Annahme besonders plausibel.

Die soeben genannten Beispiele von katalytischen Prozessen haben das Gemeinsame, dafs bei ihnen der Katalysator die Rolle eines Sauerstoffüberträgers spielt. Infolge seiner Affinität zum Sauerstoff bindet er den Sauerstoff an sich, um ihn an einen Stoff mit gröfserer Sauerstoffaffinität wieder abzugeben. In diesem Punkte nun besteht eine vollkommene Analogie mit der erst in neuerer Zeit bekannt gewordenen Gruppe von Enzymen, die als „Oxydasen“ bezeichnet zu werden pflegen. Diese Stoffe, wie die Laccase, Tyrosinase, Schinoxydase, Katalase und andere, die besonders im Pflanzenreich, aber auch im Tierkörper eine grofse Verbreitung zu besitzen scheinen, stimmen in ihrer Wirkung als Sauerstoffüberträger in jeder Hinsicht mit den genannten Katalysatoren vom Typus des Platinmoors überein.

Als eine besonders charakteristische Eigenschaft der Enzyme mufs man die Eigentümlichkeit betrachten, dafs jedes Enzym immer nur für eine einzige ganz bestimmte chemische Verbindung sich wirksam

---

[1]) W. Manchot u. O. Wilhelms: „Über Superoxyde des Eisens und die katalytische Wirkung der Eisensalze.“ Ber. d. Deutsch. chem. Ges., Bd. 34, 1901, S. 2479.

erweist. Emil Fischer, dessen Arbeiten die Lehre von den Enzymen einen besonderen Fortschritt verdankt, hat das Verhältnis zwischen dem Enzymmolekül und der Verbindung, auf die es wirkt, sehr treffend verglichen mit dem Verhältnis zwischen dem Schlüssel und seinem Schlofs. Nur der eine einzige Schlüssel, der für das bestimmte Schlofs gemacht ist, vermag dasselbe aufzuschliefsen, und auch nur dieses betreffende Schlofs vermag er zu öffnen. Diese spezielle Anpassung geht soweit, dafs die Enzyme nicht einmal auf die isomeren Verbindungen der entsprechenden Körper wirken, auf welche sie ihre Wirksamkeit entfalten. So hat Emil Fischer z. B. folgende Tatsache feststellen können. Als er die enzymatische Spaltung von Glykosiden (d. h. Zuckerarten, in denen eine OH-Gruppe durch gewisse Säuren oder Alkohole ersetzt ist) untersuchte, fand er, dafs das Emulsin, ein Enzym, welches in den bitteren Mandeln in grofser Menge enthalten ist, nur das β-Methyl-glykosid zu spalten im stande ist, nicht aber das α-Methyl-glykosid, dessen Molekül genau dieselbe chemische Zusammensetzung besitzt wie das erstere, aber mit anderer Lage der Methylgruppe im Molekül. Dagegen vermag die Maltase ein Enzym, das aus getrockneten und gepulverten Hefezellen gewonnen wird und im Malzextrakt vorkommt, umgekehrt nur das α-Methyl-glykosid zu spalten, nicht die isomere β-Verbindung.

Einen bedeutenden Impuls erhielt das Studium der Fermente vor wenigen Jahren durch die Untersuchungen E. Buchners. Während man früher ganz allgemein geglaubt hatte, dafs die traubenzuckerspaltende Wirkung der Hefezellen (Fig. 42 pag. 121 und Fig. 58) an ihr intaktes Leben untrennbar gebunden sei, kurz, dafs die Spaltung des Traubenzuckermoleküls in Alkohol und Kohlensäure durch den Stoffwechsel der Zelle selber bewirkt werde, ist es E. Buchner gelungen, aus der Hefe einen Presssaft zu gewinnen, der keine Hefezellen mehr enthält und dennoch, allerdings nur eine Zeit lang, eine starke Gärtätigkeit entfaltet. Buchner hat daraus den Schlufs gezogen, dafs die Alkoholgärung ein rein enzymatischer Prozefs ist und dafs die Hefezellen ein Enzym enthalten, die „Zymase“, welches nur durch Zertrümmerung des Zellkörpers aus demselben befreit werden kann und aufserordentlich labil zu sein scheint. Man hat freilich gegen die Buchnersche Annahme der „Zymase“ im Hinblick auf die kurze Wirksamkeitsdauer des Hefepreſssaftes den Einwand erhoben, dafs es sich bei der Wirkung des Preſssaftes nicht um ein Enzym, sondern um überlebende Fetzen oder Trümmer des Protoplasmakörpers der Hefezellen handle, allein durch eine Anzahl von schwerwiegenden Kontrollversuchen hat dieser Einwand in letzterer Zeit immer mehr an Gewicht verloren. Dagegen dürften diejenigen wohl vorläufig viel zu weit gehen, welche nun im Anschlufs an die Buchnersche Entdeckung die Ansicht vertreten, dafs überhaupt alle Gärungsvorgänge ebenso wie die Alkoholgärung lediglich enzymatische Prozesse seien.

Fig. 58. Saccharomyces, Hefezellen. Nach Reinke.

Schliefslich sei noch ein Punkt von Wichtigkeit erwähnt, das ist die Tatsache, dafs es bisher nicht gelungen ist, mit voller Sicherheit

synthetisch wirkende Enzyme nachzuweisen. Die ganze erdrückende Fülle von Enzymen, die man überall in der lebendigen Substanz gefunden hat, entfaltet ausschliefslich spaltende Wirkungen, und zwar stimmen fast sämtliche Enzyme darin überein, dafs sie hydrolytische Spaltungen der betreffenden Stoffe herbeiführen, auf die sie wirken, d. h. Spaltungsprozesse, die unter Aufnahme von Wasser erfolgen. Nur die Zymase Buchners repräsentiert ein Ferment, das nicht hydrolytisch spaltend wirkt. Ob es je gelingen wird, synthetisierende Fermente zu finden, die sich auch als wirkliche Enzyme erkennen lassen, läfst sich nach den bisherigen Erfahrungen zwar nicht voraussagen, doch wird man nach den obigen Erwägungen über den Reaktionsmechanismus der Enzyme die Möglichkeit synthetisierender Enzymwirkungen nicht ohne weiteres von der Hand weisen können.

Macht man die oben angenommene Voraussetzung, dafs das Prinzip der Enzymwirkungen dasselbe ist wie bei den Katalysen vom Typus der Spaltung des Wasserstoffsuperoxyds durch Platin, so ist es offenbar denkbar, dafs der bei der Zwischenreaktion vom Enzym gebundene Körper bei seiner Abgabe an einen anderen mit letzterem zusammen sich zu einer komplizierteren Verbindung vereinigen kann. Um bei dem konkreten Falle der Sauerstoffübertragung durch ein Enzym zu bleiben, so ist es durchaus nicht nötig, dafs der vom Enzym an einen Körper mit gröfserer Sauerstoffaffinität abgegebene Sauerstoff zu einer oxydativen Spaltung des letzteren führt, sondern er kann direkt zum Aufbau eines stabilen Oxyds benutzt werden. Es wäre das im Prinzip der einfachste Fall einer synthetisierenden Wirkung eines Enzyms. In der Tat liefert nun wieder das Beispiel des Platins einen wohlbekannten Beleg für ein solches Vorkommen. Der vom Platin gefesselte Sauerstoff der Luft kann direkt zur Synthese von Wasser verwendet werden, wenn man über Platinschwamm einen Wasserstoffstrom streichen läfst, wie es im Döbereinerschen Feuerzeug geschieht. Ebenso vermag das Platin durch Sauerstoffübertragung aus niederen Oxydstufen höhere aufzubauen. Das Platin wirkt hier also genau im Sinne eines Enzyms, indem es, ohne an Menge abzunehmen, eine unbegrenzte Wirksamkeit entfalten kann, aber nicht eine spaltende, sondern eine synthetisierende. Der Ausdruck „Katalyse“, der nach der umfassenden Anwendung, die ihr Ostwald zu geben sucht, auch diesen Fall einschliefst, würde hier, genau genommen, mit dem Vorgang selbst im Widerspruch stehen, denn nicht um eine Katalyse (*καταλύω*), sondern um eine Synthese (*συντίθημι*) handelt es sich dabei. In der gleichen Weise aber könnte man sich Synthesen auch durch Enzyme vermittelt denken, und schliefslich ebensogut wie die einfachen Synthesen von Oxyden könnte man sich auch kompliziertere Synthesen als Enzymwirkungen vorstellen. Wenn das Enzym nicht wie die Oxydasen blofs Sauerstoff bei der Zwischenreaktion bindet, sondern eine gröfsere Atomgruppe aus dem Verbande eines Moleküls herausreifst und fesselt, um sie in toto oder unter Aufspaltung an ein Molekül mit stärkeren Affinitäten wieder abzugeben, so ist damit die Möglichkeit von komplizierteren Synthesen auf Grund des vorausgesetzten Prinzips der Enzymwirkungen ohne weiteres gegeben.

Es scheint demnach, dafs sich die Möglichkeit von Synthesen durch Enzyme auf Grund des hier vorausgesetzten Prinzips der Enzymwirkungen nicht bestreiten lässt. Dabei darf aber immerhin nicht vergessen werden, dafs wir trotz allen Suchens solche syn-

thetisierenden Enzyme in der lebendigen Substanz bisher noch nicht mit Sicherheit gefunden haben. Sie bleiben also zunächst hypothetisch.

3. Assimilation und Dissimilation.

a. Assimilation.

Die Verdauung der Nahrungsstoffe durch die Einwirkung der Fermente ist nur eine Vorbereitung für den Assimilationsvorgang. Erst nachdem die Nahrungsstoffe in den Zustand gebracht worden sind, in welchem sie chemisch wirken können, d. h. nachdem sie gelöst worden sind, kann ihre Verwertung zum Aufbau der lebendigen Substanz beginnen.

Der Assimilationsvorgang gestaltet sich naturgemäfs je nach der verschiedenen Beschaffenheit der aufgenommenen Nahrung sehr verschieden. Vor allem werden wir entsprechend den Unterschieden, die wir zwischen der Nahrung der Pflanzen und der Nahrung der Tiere kennen gelernt haben, auch Unterschiede in der Assimilation bei beiden Organismengruppen finden müssen. Es liegt auf der Hand, dafs die Prozesse, welche zum Aufbau der lebendigen Substanz in der Pflanzenzelle führen, eine viel längere Reihe bilden müssen, als die Prozesse der Assimilation in der tierischen Zelle, denn die Pflanze mufs aus den einfachsten anorganischen Verbindungen, aus der Kohlensäure, dem Wasser, den Salzen und dem Sauerstoff die hochkomplizierten Eiweifsmoleküle aufbauen, während das Tier schon fertige Eiweifsnahrung, ohne die es nicht leben kann, zugeführt bekommt und diese nun blofs noch in seiner spezifischen Weise zu verwenden braucht. Verfolgen wir die Prozesse, die zur Assimilation der Eiweifskörper führen, soweit sie überhaupt bekannt sind, in beiden Reihen etwas genauer. Die Lückenhaftigkeit unserer Kenntnis wird uns freilich hier fühlbarer als irgendwo sonst.

Fassen wir zunächst die Pflanzen ins Auge, so zeigt uns ein einfacher Versuch den ersten Schritt, welchen die Pflanze tut in der Reihe der Vorgänge, die zur Assimilation führen. In ein oben geschlossenes zylindrisches Kugelrohr (Fig. 59), das nach seinem Volumen graduiert ist, stecken wir vermittelst eines Drahtes ein grünes Blatt und lassen eine bestimmt abgemessene Menge Kohlensäure einströmen. Das Glasrohr schliefsen wir an seinem unteren Ende mit Quecksilber ab und lassen es einige Stunden am Sonnenlichte stehen. Prüfen wir dann gasometrisch den Inhalt des Rohres wieder, so stellt sich heraus, dafs die Kohlensäure verschwunden und statt dessen ein gleichgrofses Volumen Sauerstoff in dem Glasrohr enthalten ist. Da die Kohlensäure an Volumen gleich dem Volumen des in ihr enthaltenen Sauerstoffs ist, so beweist der Versuch nicht nur, dafs die Pflanze die Kohlensäure aufgenommen und Sauerstoff abgegeben hat, sondern er zeigt auch, dafs sie ebensoviel Sauerstoff abgegeben hat, wie in der Kohlensäure enthalten war. Der erste Schritt zur Assimilation in der Pflanze ist also eine Spaltung der Kohlensäure, die in der grünen Pflanzenzelle unter dem Einfluls des Sonnenlichtes erfolgt. Den Sauerstoff gibt die Pflanze nach aufsen ab. Über das Schicksal des zurückbehaltenen Kohlenstoffs aber gibt uns die mikroskopische Beobachtung Aufschluls. Es zeigt sich nämlich, dafs proportional der Zersetzung der Kohlensäure in den Chlorophyllkörpern selbst Stärke gebildet wird, die sich in Form kleiner, stark lichtbrechender Körnchen

(Fig. 27 pag. 89 und Fig. 60) ablagert, und SACHS[1]) hat durch eine Reihe von Versuchen gezeigt, dafs, sobald die Kohlensäurespaltung in der Dunkelheit aufhört, auch die Stärkebildung sistiert wird, um bei Belichtung mit der Zersetzung der Kohlensäure sofort wieder zu beginnen. Da die Stärke aufser dem Kohlenstoff nur noch Wasserstoff und Sauerstoff in dem Atomverhältnis von Wasser enthält, so kann also die Stärke nur durch eine Synthese aus dem abgespaltenen Kohlenstoff und dem durch die Wurzeln aufgenommenen Wasser entstanden sein. Die Stärke ist daher das erste sichtbare Assimilationsprodukt.

Über die speziellen Vorgänge bei der Bildung der Stärke herrschen bis heute nur Vermutungen, doch kommt der VON BAEYERschen Hypothese ein so hoher Wahrscheinlichkeitsgrad zu, dafs sie die allgemeinste Annahme gefunden hat. Nach dieser Hypothese VON BAEYERS verbindet sich der aus der Spaltung von Kohlensäure (CO_2) freiwerdende Kohlenstoff (C) im Moment des Freiwerdens mit dem durch die Wurzeln

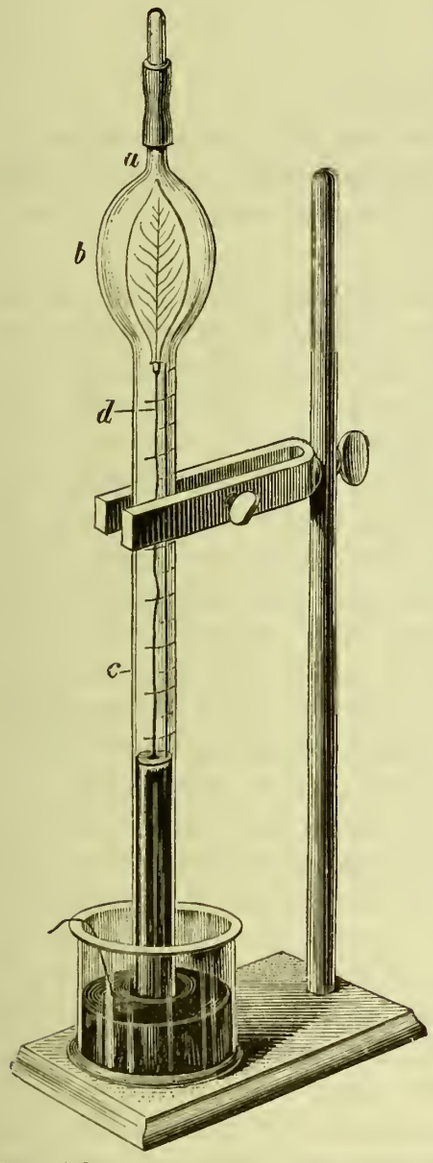


Fig. 59. Apparat zur Untersuchung der Kohlensäurespaltung in den grünen Pflanzenteilen. Nach DETMER.

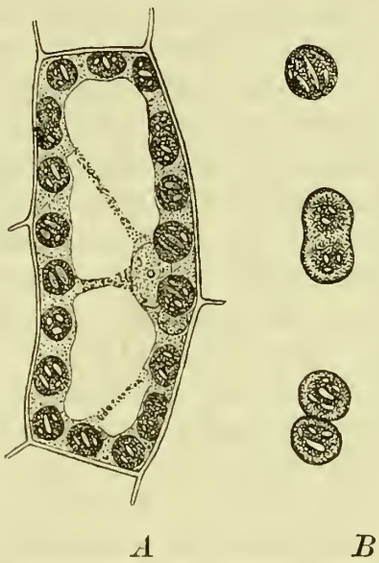


Fig. 60. Stärke als helle Schüppchen in Chlorophyllkörpern. *A* Chlorophyllkörper in der Zelle liegend. *B* Chlorophyllkörper in der Teilung begriffen. Nach SACHS.

aufgenommenen Wasser (H_2O) zu einem Molekül Formaldehyd (CH_2O). Es wäre also nach dieser Hypothese der Formaldehyd das erste synthetische Produkt der Pflanzenzelle. Indem sich nun sechs Formaldehydmoleküle durch Aneinanderkettung (Polymerisation) mit-

---

JULIUS SACHS: „Über den Einfluss des Lichtes auf die Bildung des Amylum in den Chlorophyllkörnern.“ In Botan. Zeitung 1892. — Derselbe: „Über die Auflösung und Wiederbildung des Amylum in den Chlorophyllkörnern bei wechselnder Beleuchtung.“ In Bot. Zeitung 1864.

einander zu einem komplexeren Molekül vereinigen, entsteht ein Monosaccharidmolekül, wahrscheinlich der Traubenzucker ($C_6H_{12}O_6$). Die Synthese des Traubenzuckers wäre also der zweite Schritt zur Bildung der Stärke. Aus ihm entsteht wiederum durch Polymerisation, indem sich eine Anzahl Traubenzuckermoleküle je unter Austritt eines Moleküls Wasser miteinander verketten, die Stärke $(C_6H_{10}O_5)_n$. Der ganze Vorgang der Assimilation der Stärke spielt sich also nach dieser Hypothese in folgender Weise ab:

$$CO_2 + H_2O = CH_2O + O_2$$
$$6\,(CH_2O) = C_6H_{12}O_6$$
$$n\,(C_6H_{12}O_6 - H_2O) = (C_6H_{10}O_5)_n.$$

Dabei ist zu berücksichtigen, dafs die Stärke nur die Reservematerialform der Kohlehydrate ist, dafs sie aber im Bedarfsfalle, sobald Kohlehydrate aktiv im Stoffwechsel Verwendung finden, wieder in die Monosaccharidmoleküle gespalten wird.

„Wenn die Stärke", sagt Sachs [1]), „das einzige und erste sichtbare Assimilationsprodukt ist, so folgt ohne weiteres, dafs alle übrigen organischen Verbindungen der Pflanze durch chemische Metamorphosen aus ihr hervorgegangen sein müssen." In der Tat, erinnern wir uns an die Zusammensetzung der künstlichen Nährlösung, in der wir die Pflanze wachsen liefsen [2]), so wissen wir, dafs in ihr kein Kohlenstoff enthalten war. Wenn also die Pflanze späterhin andere Kohlehydrate, Fette und schliefslich Eiweifskörper bildet, die sämtlich Kohlenstoff enthalten, so kann sie dazu nur die Stärke als Ausgangspunkt benutzen. Freilich wissen wir über die speziellen chemischen Umsetzungen, welche die Stärke weiter erfährt, fast nichts Genaues. Allein wir können uns wenigstens in grofsen Zügen eine Vorstellung von den weiteren Assimilationsvorgängen bilden. Dafs aus der Stärke lösliche Zuckerarten durch Spaltung unter Hydratation sehr leicht entstehen können, ist ohne weiteres verständlich, wenn wir daran denken, dafs ja die Stärke ein polymeres Zuckeranhydritmolekül vorstellt. So kann also die Stärke in den Zustand der löslichen Kohlehydrate übergehen, der notwendig ist, um weitere chemische Synthesen zu ermöglichen. Auch die Bildung von fetten Ölen aus Stärke kann unmittelbar beobachtet werden. Wenn man unreife Samen von gewissen Pflanzen, z. B. Paeonia, die nur Kohlehydrate und kein Fett enthalten, an feuchter Luft liegen läfst, findet man nach einiger Zeit, dafs alle Stärke verschwunden, statt dessen aber Öl entstanden ist. Viel komplizierter dagegen ist die Entstehung des Eiweifses aus den Kohlehydraten. Da das Eiweifs aufser den Atomen der Kohlehydrate noch Stickstoff und Schwefel enthält, welchen die Pflanze durch die Wurzeln nur aus den salpetersauren und schwefelsauren Salzen bezieht, so müssen hier erst komplizierte Umsetzungen dieser Salze und dann erst Synthesen mit den Kohlehydratatomen stattfinden, deren Einzelheiten sich unserer Kenntnis bisher noch vollständig entziehen. Wie schliefslich das synthetisch gebildete Eiweifsmolekül weiter in der lebendigen Substanz zum Aufbau verwertet wird, darüber können wir bei unserer äufserst mangelhaften Kenntnis der chemischen Konstitution der Eiweifskörper bis jetzt noch nicht das Geringste aussagen. Hier

---

[1]) Julius Sachs: „Vorlesungen über Pflanzenphysiologie." Leipzig 1882.
[2]) Vergl. pag. 150.

eröffnet sich der künftigen physiologischen Forschung ein ungeheuer weites Gebiet.

Bei den Tieren ist der Weg von der aufgenommenen Nahrung bis zum lebendigen Eiweifsmolekül naturgemäfs wesentlich kürzer, denn alle Tiere ohne Ausnahme bedürfen schon fertiger Eiweifskörper zu ihrer Ernährung. Es fragt sich aber, was mit den durch die Verdauung peptonisierten Eiweifskörpern weiter geschieht. Nach den Untersuchungen von Salvioli[1]), Hofmeister[2]), Neumeister[3]) und anderen kann jetzt kein Zweifel mehr bestehen, dafs die Peptone als solche auf ihrem Wege durch die Darmwand wieder verschwinden. Bringt man nämlich Stücke der Darmschleimhaut eines Kaninchens in eine peptonhaltige Flüssigkeit, in welcher die Zellen der Darmwand eine Zeitlang am Leben bleiben, so findet man nach einiger Zeit, dafs alles Pepton verschwunden ist. Spritzt man dagegen eine Peptonlösung einem Tiere ins Blut, so wird in kurzer Zeit die ganze Peptonmenge unverändert durch den Harn wieder ausgeschieden, und im normalen Leben ist das Blut immer frei von Peptonen. Diese beiden Versuche beweisen unzweifelhaft, dafs die Peptone als solche nicht in die Zirkulation gelangen, und aus den neuen Untersuchungen von Cohnheim[4]) geht hervor, dafs das Pepton von der Darmwand noch in tiefgehender Weise weiter gespalten wird bis zu Amidosäuren. Aus diesen werden dann jedenfalls synthetisch wieder Eiweifskörper aufgebaut, die zusammen mit dem direkt, ohne Peptonisierung resorbierten Eiweifs in die Säftemasse des Körpers gelangen. Hier, mit dem Blutstrom, zirkuliert dieses gelöste Eiweifs im ganzen Körper, umspült die Zellen aller Gewebe und wird von den Zellen dem Blute entzogen, um in den Zellen gespalten zu werden, was daraus hervorgeht, dafs alles über eine bestimmte Quantität hinaus in den Körper aufgenommene Eiweifs in auffallend kurzer Zeit in seiner ganzen Menge als Harnstoff, Harnsäure etc. im Harn erscheint. Früher glaubte man, dafs der Zerfall des zirkulierenden Eiweifses im Blute, in den Körpersäften erfolge[5]). Neuerdings aber haben Pflüger und Schöndorff[6]) durch sehr genaue Untersuchungen gezeigt, dafs der Zerfall des im Blute gelösten Eiweifses nicht im Blute selbst, sondern in den Zellen der Gewebe stattfindet, dafs also der Eiweifszerfall durch den Stoffwechsel der lebendigen Zelle veranlafst wird. Einen geringen Teil des im Blute gelösten Eiweifses halten indessen unter Umständen auch die Zellen fest, um es, wie beim Wachstum, zur Vermehrung ihrer lebendigen Substanz zu benutzen, oder um es, wie bei der Mästung, in Form von Reserveeiweifs, d. h. von passivem, nicht im Stoffwechsel verbrauchtem Eiweifs, im Protoplasma aufzuspeichern. Solches passives, indifferentes Reserve-

---

[1]) Gaetano Salvioli. In Du Bois-Reymonds Arch. f. Physiol. 1880. Supplem.

[2]) Hofmeister: „Das Verhalten des Peptons in der Magenschleimhaut.“ In Zeitschrift f. physiol. Chemie, Bd. 6, 1882.

[3]) Neumeister: „Zur Physiologie der Eiweifsresorption und zur Lehre von den Peptonen.“ Würzburg 1890.

[4]) Cohnheim: „Die Umwandlung des Eiweifses durch die Darmwand.“ In Zeitschr. f. physiolog. Chemie, Bd. 33, 1901. — Derselbe: „Weitere Mitteilungen über Eiweifsresorption. Versuche an Octopoden.“ Ebenda Bd. 35, 1902.

[5]) Vergl. C. Voit: „Physiologie des allgemeinen Stoffwechsels und der Ernährung.“ In Hermanns Handbuch der Physiologie, Bd. 6, 1881.

[6]) Pflüger: „Über einige Gesetze des Eiweifsstoffwechsels.“ In Pflügers Arch. Bd. 54, 1893. — Schöndorff: „In welcher Weise beeinflufst die Eiweifsnahrung den Eiweifsstoffwechsel der tierischen Zelle?“ Ebenda.

eiweifs kann unter bestimmten Bedingungen, wie z. B. beim Hungern oder bei der Entwicklung der Eier, wieder in den Stoffwechsel hineingezogen werden. Das Vitellin in den Eizellen ist ein derartiger Stoff.

Über das Schicksal der aufgenommenen Fette und Kohlehydrate weifs man ebensowenig etwas Eingehenderes wie über die feineren Umsetzungen der Eiweifskörper. Das Fett, das als solches in die Zellen aufgenommen ist, bleibt häufig lange Zeit als Reservematerial liegen. Auch kann das in Glycerin und Fettsäuren gespaltene und resorbierte Fett in der Zelle wieder in neutrales Fett zurückverwandelt werden, wie aus den ausgezeichneten Versuchen von J. Munk[1]) hervorgeht, der ausgehungerte und völlig abgemagerte Hunde durch Fütterung von fettfreien Seifen oder auch freien Fettsäuren wieder zum Ansatz von Gewebefett brachte. In gleicher Weise kann der aus den Kohlehydraten abgespaltene Traubenzucker in den Gewebezellen, vor allem in den Zellen der Leber und der Muskeln, synthetisch in Glykogen verwandelt und als solches abgelagert werden. Über das weitere Schicksal dieses abgelagerten Fettes und Glykogens aber wissen wir nur, dafs sie beim Hungern und bei angestrengter Muskelarbeit verbraucht werden können, dafs sie also ein Reservematerial vorstellen, das im Notfalle als „Ersatznahrung“ im Sinne Pflügers fungiert.

b. Dissimilation.

Noch weit spärlicher als vom Assimilationsprozefs sind unsere Kenntnisse von den Vorgängen bei der Dissimilation der lebendigen Substanz. Eigentlich wissen wir nur, dafs sich die lebendige Substanz fortwährend von selbst zersetzt, denn das geht aus der Abgabe der Zerfallsprodukte hervor. Welche Wege aber der Zerfall von den komplizierten Eiweifsverbindungen der Zelle bis zu den Endprodukten einschlägt, welche speziellen chemischen Umsetzungen bei diesem „Abbau“ der Eiweifskörper stattfinden, davon haben wir begreiflicherweise nur ganz mangelhafte Kenntnis, da wir ja die chemische Zusammensetzung der Eiweifskörper selbst noch sehr wenig kennen.

Eine Tatsache aber wissen wir jetzt wenigstens sicher, das ist die, dafs die meisten von allen denjenigen Stoffen, die aus dem Zerfall der Eiweifsverbindungen stammen, nicht einfach abgespaltene Atomgruppen sind, die schon vorher als solche im Molekül präformiert waren, sondern dafs sie erst durch Synthesen entstehen, sei es im Moment des Zerfalls durch Umlagerung der Atome im Molekül der Eiweifsverbindungen selbst, wie wir es z. B. von der Kohlensäure annehmen, sei es erst später aufserhalb des Moleküls durch Vereinigung mit anderen Spaltungsprodukten und gleichzeitiger Umlagerung der Atome, wie es z. B. bei der Bildung der Harnsäure der Fall ist. Von keinem einzigen Zerfallsprodukt der Eiweifskörper bezw. ihrer Verbindungen aber wissen wir bisher, dafs es durch einfache Abspaltung präformierter Atomgruppen entstände.

Es ist wichtig, wenigstens die wesentlichsten Abkömmlinge der zerfallenden Eiweifsverbindungen der Zelle kennen zu lernen. Wie wir schon bei der Untersuchung der Stoffe fanden, welche in der lebendigen Substanz enthalten sind[2]) können wir unter diesen Um-

---

[1]) J. Munk: „Zur Lehre von der Resorption, Bildung und Ablagerung der Fette im Tierkörper.“ In Virchows Arch. Bd. 95, 1884.

[2]) pag. 117.

setzungsprodukten zwei grofse Gruppen unterscheiden, stickstoffhaltige und stickstofffreie Atomkomplexe. Von beiden Gruppen entstehen Vertreter in jeder Zelle, nur kann ihre spezielle Zusammensetzung im einzelnen Falle je nach dem charakteristischen Stoffwechsel der Zelle verschieden sein.

Unter den stickstoffhaltigen Stoffen sind die am weitesten verbreiteten der Harnstoff, die Harnsäure, die Hippursäure, das Kreatin, sowie die Nukleïnbasen: Xanthin, Hypoxanthin oder Sarkin, Guanin und Adenin. Von der Mehrzahl dieser Stoffe ist es bisher nicht bekannt, wie sie aus dem Zerfall der Eiweifskörper oder ihrer Verbindungen hervorgehen, doch haben wir für einige wenigstens Vermutungen über ihre unmittelbaren Vorstufen. So wird man z. B. aus der Tatsache, die Schröder fand, dafs kohlensaures Ammon in die frisch herausgeschnittene, noch lebendige Leber eines Hundes geleitet, als Harnstoff die Leber wieder verläfst, zu der Vermutung geführt, dafs das kohlensaure Ammon die Vorstufe des Harnstoffs sei, aus dessen Molekül die Leberzellen durch Umlagerung der Atome unter Austritt von zwei Molekülen Wasser Harnstoff bereiten:

$$(NH_4)_2CO_3 - 2H_2O = (NH_2)_2CO.$$

Allein bindend ist diese Schlufsfolgerung keineswegs, sie bleibt vorläufig nur Vermutung, denn die Möglichkeit, dafs im Organismus selbst noch andere Stoffe zur Harnstoffsynthese verbraucht werden, ist vor der Hand nicht auszuschliefsen. Etwas sicherer dagegen kennen wir die Vorstufe der Harnsäure, die bei Reptilien und Vögeln denjenigen Stoff vorstellt, in welchem die Hauptmasse des aus dem Eiweifszerfall stammenden Stickstoffs den Körper verläfst. Diese Vorstufe ist das milchsaure Ammon. Aus Versuchen, die Gaglio [1]) an Hunden anstellte, geht hervor, dafs die Milchsäure des Blutes aus dem Zerfall von Eiweifs stammt, denn der Milchsäuregehalt des Blutes steigt und sinkt mit der Menge der Eiweifsnahrung und ist ganz unabhängig von der Menge der aufgenommenen Kohlehydrate. Während sich nun im Blute stets Milchsäure findet, ist im Harn unter normalen Verhältnissen keine Spur vorhanden; die Milchsäure mufs also eine Umsetzung erfahren, ehe sie ausgeschieden wird. Diese Verhältnisse klärte Minkowski [2]) durch einen Versuch auf, indem er zeigte, dafs Gänse nach Exstirpation ihrer Leber nur noch ganz unbedeutende Mengen von Harnsäure ausscheiden, dafür aber grofse Mengen von Milchsäure und Ammoniak, und zwar letztere beide in den Mengenverhältnissen des milchsauren Ammons. Aus dieser wichtigen Tatsache schliefst Minkowski mit Recht, dafs das milchsaure Ammon die Vorstufe für die Bildung der Harnsäure sei, aus der durch Umlagerung Harnsäure entstehe. Auch von der Hippursäure, welche besonders im Stoffwechsel der Pflanzenfresser entsteht, können wir mit grofser Wahrscheinlichkeit die Synthese vermuten. Hippursäure wird beim Kochen mit Mineralsäuren oder Alkalien unter Wasseraufnahme in Benzoësäure und Glykokoll gespalten, und diese letzteren beiden können durch Erhitzen unter hohem Druck wieder zu Hippursäure unter Wasseraustritt vereinigt werden. Man wird also auf die

---

[1]) Gaglio: „Die Milchsäure des Blutes und ihre Ursprungsstätten.“ In Du Bois-Reymonds Arch. 1886.

[2]) Minkowski: „Über den Einfluſs der Leberexstirpation auf den Stoffwechsel.“ In Arch. f. exper. Pathol. u. Pharmakol. Bd. XXI, 1886.

Vermutung geführt, dafs auch im Körper der Pflanzenfresser, wo die Möglichkeit der Entstehung einerseits von Benzoësäure aus Eiweifs oder den aromatischen Verbindungen der Nahrung, anderseits von Glykokoll aus leimgebenden Substanzen, die vom Eiweifs abstammen, gegeben ist, die Hippursäure aus diesen beiden Substanzen synthetisch entsteht. Und in der Tat kann man nicht nur im Körper der Pflanzenfresser, sondern sogar auch der Fleischfresser die Hippursäurebildung künstlich hervorrufen, wenn man Benzoësäure in den Magen einführt, die sich dann in der Niere mit Glykokoll zur Hippursäure vereinigt. Dem gegenüber ist uns von der Entstehung des Kreatins noch gar nichts bekannt. Das Kreatin und das aus ihm durch Wasseraustritt hervorgehende Kreatinin ist derjenige Stoff, in welchem die Muskelzellen die Hauptmasse des aus dem Zerfall ihrer lebendigen Substanz hervorgehenden Stickstoffs abgeben. Allein man weifs auch über das Schicksal des Kreatins nach seiner Entstehung ebensowenig, wie über seine Entstehungsgeschichte selbst; denn obwohl das Kreatin in beträchtlichen Mengen in den Muskeln zu finden ist, erscheinen nur geringe Mengen davon im Harn. Es scheint also noch in irgend einer Weise Umsetzungen im Körper selbst zu erfahren. Auch von den Nukleïnbasen schliefslich wissen wir nur, dafs sie aus dem Zerfall der Nukleïne und ihrer Abkömmlinge stammen; durch welche Umlagerungen sie aber daraus hervorgehen, wissen wir vom Xanthin und Hypoxanthin ebensowenig wie vom Guanin und Adenin.

Von den stickstofffreien Umsetzungsprodukten der Eiweifsverbindungen in der lebendigen Substanz sind die wichtigsten: Fette, Kohlehydrate, Milchsäure und Kohlensäure. Auch diese entstehen nicht durch einfache Abspaltung aus dem Eiweifsmolekül, sondern durch Umlagerung und synthetische Prozesse. Dafs Fett durch Umsetzungen aus Eiweifs im Tierkörper entstehen kann, ist viel bezweifelt worden und wird noch heute von Pflüger im Gegensatz zu Voit und anderen Physiologen energisch bestritten. Der pathologische Prozefs der sogenannten Fettmetamorphose der Zellen, wobei an die Stelle der Eiweifskörper Fett tritt, so dafs die Zellen am Ende des Krankheitsprozesses tot und von Fett erfüllt sind, mufste zwar eine unbefangene Auffassung zunächst zu der Vorstellung führen, dafs hier das Eiweifs sich in Fett umwandele. Aber man konnte den Einwand machen, dafs das Eiweifs der Zelle im Verlauf der Krankheit nur durch von aufsen eindringendes Fett verdrängt werde. Inzwischen ist diese wichtige Frage experimentell geprüft worden, und es scheint, als ob die Experimente zu Gunsten der ersten Ansicht sprächen. Leo[1]) benutzte die Tatsache, dafs Phosphorvergiftung eine ungemein schnell eintretende Fettmetamorphose besonders der Leberzellen hervorruft, zu einem Experiment. Er wählte aus einer Anzahl von Fröschen gleicher Gröfse und gleichen Gewichts sechs Individuen aus, tötete sie und bestimmte ihren Fettgehalt. Darauf nahm er sechs andere Individuen, vergiftete sie mit Phosphor und tötete sie nach drei Tagen. Die Fettbestimmung ergab einen bedeutend gröfseren Gehalt an Fett, als bei den sechs ersten Fröschen. Dieser Versuch scheint zu zeigen, dafs in der Tat Fett bei der Phosphorvergiftung entstanden ist. Einen Versuch, der aber mehr direkt auf die Entstehung von Fett

[1]) Leo: „Fettbildung und Fetttransport bei Phosphorintoxikation.“ In Zeitschr. f. physiolog. Chemie Bd. 9, 1885.

aus Eiweifs hindeutet, stellte Franz Hofmann[1]) an. Er nahm einen Haufen von Eiern der Schmeifsfliege (Musca vomitoria) und teilte ihn auf der Wageschale in zwei gleich schwere Portionen. Eine dieser Portionen benutzte er, um den Fettgehalt zu bestimmen, die andere setzte er auf Blut, dessen geringer Fettgehalt ebenfalls bestimmt war. Die aus diesen Eiern auskriechenden Fliegenmaden nährten sich von dem Blut, wuchsen und wurden grofs. Nachdem sie ausgewachsen waren, bestimmte Hofmann ebenfalls ihren Fettgehalt, und da stellte sich heraus, dafs sie zehnmal so viel Fett enthielten, als die Eier und das Blut zusammengenommen. Der Blutzucker kam wegen seiner geringen Menge nicht für die Fettbildung in Betracht. Es konnte also das Fett nur aus dem Eiweifs des Blutes entstanden sein. Allein es fragt sich bei allen diesen Versuchen, ob die angewendeten Untersuchungsmethoden auch zuverlässig waren, was von manchen Seiten bestritten worden ist, so dafs es immer noch nicht mit völliger Sicherheit feststeht, ob im Tierkörper Fett aus dem Umsatz von Eiweifsverbindungen entstehen kann. Dagegen ist es vom Pflanzenkörper niemals bezweifelt worden, dafs hier Fett aus Eiweifsverbindungen entsteht. Die Pflanze und viele niedere Organismen vermögen unbestreitbar durch ihren Stoffwechsel Fette und Öle aus Eiweifsverbindungen durch chemische Umsetzungen zu bilden. Auch über die Entstehung von Kohlehydraten (Traubenzucker und Glykogen) aus Eiweifs kann kein Zweifel herrschen. Schon lange weifs man, dafs bei schweren Formen der Zuckerkrankheit (Diabetes mellitus) selbst bei vollständigem Fehlen der Kohlehydrate in der Nahrung mit der Steigerung der genossenen Eiweifsmenge auch die im Harn bei dieser Krankheit ausgeschiedene Menge von Traubenzucker bedeutend vermehrt wird. Desgleichen hat schon Claude Bernard beobachtet, dafs bei Hunden, die durch Hungern glykogenfrei gemacht waren, Glykogen in gröfserer Menge wieder abgelagert wird, wenn sie reichlich mit reiner Eiweifsnahrung gefüttert werden, und Mering[2]) fand bei einem Hunde, der nach 21tägigem Fasten vier Tage lang mit reinem Fibrin gefüttert worden war, über 16 Gramm Glykogen in der Leber. Ähnliche Beobachtungen sind zahlreich gemacht worden, so dafs jetzt die Entstehung von Kohlehydraten aus Eiweifsverbindungen im Tierkörper sichergestellt ist. Das ist auch um so weniger zu bezweifeln, als es ja in neuerer Zeit gelungen ist, auch aufserhalb des Körpers aus Eiweifs Kohlehydrate zu gewinnen[3]). Die Entstehung von Milchsäure aus Eiweifs haben uns schon die Untersuchungen von Gaglio[4]) bewiesen, aus denen hervorgeht, dafs der Milchsäuregehalt des Blutes nur von der Menge des genossenen Eiweifses, nicht der aufgenommenen Kohlehydrate abhängt. Dafs schliefslich auch die Kohlensäure, welche alle lebendige Substanz ohne Ausnahme während ihres Lebens ausatmet, aus der Zersetzung von Eiweifsverbindungen und nicht etwa von stickstofffreien Stoffen hervorgeht, ist ohne weiteres aus der Tatsache ersichtlich, dafs bei den Fleischfressern das Leben dauernd mit Eiweifsnahrung allein erhalten werden kann. Überhaupt beweist diese wichtige Tatsache, dafs aus

---

[1]) Fr. Hofmann. In Zeitschr. f. Biologie Bd. 8, 1872.
[2]) Mering. In Pflügers Arch. Bd. 14, 1877.
[3]) Vergl. pag. 114.
[4]) Gaglio. In Du Bois-Reymonds Arch. 1886.

dem Eiweifs sowohl alle diejenigen Stoffe gebildet werden können, welche fortwährend vom Organismus ausgeschieden werden, als auch alle die Stoffe, welche notwendig sind, um das Leben dauernd zu unterhalten.

Man hat früher einen scharfen Unterschied zwischen tierischen und pflanzlichen Zellen auf der Art der chemischen Umsetzungen begründen wollen, die in beiden Organismenformen verlaufen, und hat gesagt: in den Pflanzen finden fast ausschliefslich Synthesen, in den Tieren nur Spaltungsprozesse statt, eine Auffassung, die sich bis in die neuere Zeit hinein mitgeschleppt hat. Allein schon vor 25 Jahren hat Pflüger[1]) bestritten, dafs ein solcher prinzipieller Unterschied bestehe. In der Tat, wie unsere bisherige Betrachtung gezeigt hat, besteht der Unterschied allein darin, dafs die pflanzlichen Eiweifsverbindungen der Chlorophyllkörper sich die Fähigkeit aus der Urzeit her erhalten haben, anorganisches Material zu assimilieren, während die Tiere fertiges organisches Nahrungsmaterial zum Aufbau ihrer lebendigen Substanz brauchen. Dagegen finden sowohl im Tier, wie im Pflanzenkörper Synthesen und Spaltungen statt. Der Synthese der Stärke in der Pflanze mufs erst die Spaltung der Kohlensäure vorhergehen; damit die Stärke weiter verarbeitet werden kann, mufs sie erst wieder in einfache Zuckerarten gespalten werden, u. s. f. Schliefslich haben wir auch in der Pflanze die ganze Reihe von Spaltungen, die mit dem Zerfall der spezifischen Eiweifsverbindungen der Zelle, mit der Dissimilation verbunden sind, genau so wie im Tierkörper. Dem gegenüber aber finden auch im Tierkörper in grofsem Umfange Synthesen statt. Die Weiterverarbeitung der verdauten Eiweifskörper, Fette und Kohlehydrate zum Aufbau der lebendigen Substanz erfordert ausgedehnte synthetische Prozesse, und schliefslich haben wir gesehen, dafs die meisten Stoffe der regressiven Eiweifsmetamorphose erst auf synthetischem Wege aus den Spaltungsprodukten der Eiweifskörper gebildet werden. Spaltungen und Synthesen gehen also in der tierischen wie in der pflanzlichen Zelle stets Hand in Hand, und die alte Unterscheidung in Spaltungs- und synthetische Organismen ist nur der Ausdruck eines früheren Standes unserer Kenntnisse von den chemischen Vorgängen in der lebendigen Substanz.

C. Die Abgabe von Stoffen.

In dem Mafse, wie die lebendige Substanz Stoffe von aufsen aufnimmt, und in sich umsetzt, findet naturgemäfs auch eine Ausscheidung von Umsetzungsprodukten statt, und ebenso mannigfaltig wie die Natur der von den verschiedenen Zellenformen aufgenommenen Stoffe ist auch die der abgegebenen im speziellen Fall. Allein bei unserer geringen Kenntnis der Umsetzungen in der lebendigen Substanz können wir unter der erdrückenden Fülle aller von den verschiedenen Zellformen ausgeschiedenen Stoffe nur in den allerwenigsten Fällen sagen, aus welchen Prozessen sie herrühren. Bei der gröfsten Masse wissen wir nicht einmal, ob sie aus den zur Assimilation führenden Prozessen oder aus den dissimilatorischen Umsetzungen stammen, denn offenbar werden sowohl bei dem aufsteigenden Teile

[1]) Pflüger: „Über die physiologische Verbrennung in den lebendigen Organismen.“ In Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 10, 1875.

der Stoffwechselreihe, als auch bei dem absteigenden eine grofse Menge von Nebenprodukten gebildet, sei es durch einfache Spaltung, sei es durch Synthese aus den dabei auftretenden Spaltungsprodukten oder anderen Stoffen, die vom Organismus entweder zu irgend einem weiteren Nutzen oder als unbrauchbare Produkte ausgeschieden werden. Der letztere Gesichtspunkt, ob die ausgeschiedenen Stoffe noch weiter irgend einen Nutzen für das Leben des Organismus haben, oder ob sie als unbrauchbare Produkte, als Schlacken, entfernt werden, hat zu einer Unterscheidung der abgegebenen Stoffe Anlafs gegeben, die, wenn sie sich auch in aller Schärfe nur schwer durchführen läfst, doch bei der ungeheuren Fülle der verschiedenen Produkte aus praktischen Rücksichten geboten ist. Man unterscheidet die von der Zelle abgegebenen Stoffe, unter denen sich gasförmige, flüssige und feste in allen Konsistenzgraden befinden, als Sekrete, wenn sie im Leben des Organismus noch weiter irgend eine nützliche Rolle spielen, und als Exkrete, wenn sie nur als unbrauchbare Reste nach aufsen entfernt werden. Danach spricht man auch von einer Sekretion im Gegensatz zur Exkretion. Gehen wir noch einen Augenblick auf beide Gruppen von Stoffen und auf den Modus ihrer Ausscheidung etwas näher ein.

1. Der Modus der Stoffabgabe von seiten der Zelle.

Wie der Modus der Nahrungsaufnahme, so gestaltet sich auch die Art und Weise der Abgabe von Stoffen verschieden, je nachdem die Stoffe gasförmig, gelöst oder geformt sind.

Die Abgabe der gasförmigen oder gelösten Stoffe erfolgt, das liegt auf der Hand, unter denselben Bedingungen und in derselben Weise wie die Aufnahme solcher Stoffe, denn hier haben wir denselben Vorgang nur in umgekehrtem Sinne. In manchen Zellen, z. B. in vielen einzelligen Organismen, besorgt höchstwahrscheinlich die sogen. kontraktile Vakuole (Fig. 61, ferner Fig. 26 b_1 u. b_2 pag. 89), ein Flüssigkeitstropfen, der im Zellkörper durch meist rhythmische Kontraktionen seines Wandprotoplasmas abwechselnd ausgeleert und wieder vollgesogen wird, die Ausscheidung der gelösten Stoffe. Dieselben sammeln sich vermutlich mit dem Wasser, das bei der Diastole der Vakuole von allen Seiten aus dem Protoplasma zusammenströmt, in der Vakuole und werden mit demselben bei der Systole der Vakuole nach aufsen abgegeben.

Fig. 61. Amoeba. Neben dem dunklen Kern liegt im Endoplasma eine blasse, kontraktile Vakuole.

Jede Zelle scheidet vor allem, das ist klar, die Stoffe aus, die aus ihrem eigenen Stoffwechsel stammen. Indessen im zusammengesetzten Zellenstaat, besonders des tierischen Organismus, existieren auch Zellen, welche daneben noch die Ausscheidung gewisser anderer Stoffe für den ganzen Körper übernommen haben. So scheiden die Nierenzellen in den gewundenen Harnkanälchen den von den Leberzellen bereiteten und an das Blut abgegebenen Harnstoff aus, indem sie ihn aus dem Blute aufnehmen und nach aufsen wieder abgeben. Andere Zellen der Niere, die Zellen in den sogenannten Glomerulis,

jenen mikroskopischen Kapseln, in denen sich die feinen Arterien zu Knäulen verzweigen, saugen dagegen wieder gierig Wasser aus dem Blute auf, um es in das Nierenbecken als Harnwasser abzusondern.

Bei der Abgabe von geformten Stoffen haben wir wieder zwei Typen zu unterscheiden. Sie gestaltet sich nämlich wesentlich verschieden, je nachdem die ausgeschiedenen Stoffe entweder in der Zelle selbst in gelöstem Zustande sich befinden und erst im Moment der Ausscheidung fest werden oder in der lebendigen Substanz schon als geformte Massen liegen, die als solche nach aufsen abgegeben werden sollen.

Im ersteren Falle, der realisiert ist, z. B. bei der Ausscheidung der meisten Skelettsubstanzen, wie Chondrin, Chitin, Kalk etc., haben wir dieselben Verhältnisse, wie bei der Ausscheidung gelöster Stoffe überhaupt; nur dafs hier die Stoffe nach Austritt aus der lebendigen Substanz früher oder später feste Form annehmen. Durch das Festwerden der Stoffe an der Oberfläche wird aber nicht verhindert, dafs immer wieder neue Stoffe in gelöstem Zustande an die Oberfläche gelangen, und dort in festen Zustand übergehen, bis alle Stoffe derart an der Oberfläche ausgeschieden und fest geworden sind. So entstehen die Zellmembranen der Gewebezellen, die Zellulosehüllen der Pflanzenzellen, die Chitinpanzer der Insekten, die Kalkschalen der Foraminiferen etc. Diese skelettbildenden Sekrete nehmen beim Festwerden zum Teil ganz aufserordentlich feine und komplizierte Strukturen an, um deren Analyse sich in der letzten Zeit durch eingehende Arbeiten namentlich Biedermann [1]) bemüht hat, dem es gelang, manche dieser Gebilde auch künstlich bis zu einem bestimmten Grade nachzuahmen.

Wir können uns diesen Modus und zugleich den Modus des Wachstums dieser Oberflächengebilde durch einen Versuch veranschaulichen, der von Traube angegeben und seiner Zeit viel besprochen wurde. Läfst man vorsichtig einen Tropfen von gelatinierender Leimlösung in eine Gerbstofflösung fallen, so entsteht um den Tropfen herum eine sogenannte Niederschlagsmembran aus gerbsaurem Leim, indem an der Grenzschicht des Leims und der Gerbstofflösung beide Stoffe untereinander eine chemische Verbindung eingehen. Diese Niederschlagsmembran zeigt nun die eigentümliche Erscheinung des Wachstums sowohl in Bezug auf ihre Fläche, als in Bezug auf ihre Dicke. Man hat den Traubeschen Leimtropfen in der Gerbstofflösung geradezu mit einer lebendigen Zelle verglichen und als „künstliche Zelle“ bezeichnet. Da nämlich die Leimlösung Wasser an sich zieht, so tritt immer mehr Gerbstofflösung durch die Niederschlagsmembran hindurch zum Tropfen. Der Gerbstoff selbst kommt dabei immer nur bis an die Oberfläche des Tropfens, da er hier durch den Leim immer gleich gebunden wird, wobei er zur Verdickung der Membran durch fortwährende Anlagerung neuer Schichten führt. Das Wasser dagegen dringt in das Innere des Tropfens, so dafs dieser immer mehr und mehr aufquillt und an Gröfse zunimmt. Dadurch entstehen fortdauernd in der Niederschlagsmembran äufserst

[1]) Biedermann: „Über die Bedeutung von Kristallisationsprozessen bei der Bildung der Skelette wirbelloser Tiere, namentlich der Molluskenschalen.“ In Verworns Zeitschr. f. allgem. Physiologie Bd. I, 1902. — Derselbe: „Geformte Sekrete.“ Ebenda Bd. II, 1903.

feine Lücken und Risse, die aber schon im Moment ihres Entstehens durch neuen Niederschlag wieder geschlossen werden. So wächst die „künstliche Zelle“ kontinuierlich und gleichmäfsig weiter, bis aller Leim gebunden ist. Die Bildung und Gröfsenzunahme der Membran, die hier am grofsen Tropfen verhältnismäfsig schnell vor sich geht, verläuft in der kleinen lebendigen Zelle sehr allmählich.

Man hat in der Botanik lange einen recht unfruchtbaren Streit geführt, ob die Zellulosemembran der Pflanzenzelle durch „Intussuszeption“, d. h. durch Zwischenlagerung neuer Teilchen zwischen die alten oder durch „Apposition“, d. h. durch äufsere Anlagerung geschieht[1]), ein Streit, der im Anschlufs an die unglückliche Vergleichung oder vielmehr Unterscheidung Naegelis zwischen dem Wachstum der Kristalle und Organismen entstanden ist, bis man in neuerer Zeit mehr und mehr zu der Ansicht gekommen ist, dafs beide Formen zum Wachstum der Zellmembran führen, die eine zum Flächen-, die andere zum Dickenwachstum. Wenn der Protoplasmakörper der Zelle selbst sich vergröfsert, wird die Membran gedehnt. Dabei entstehen zwar in der Regel keine wirklichen Risse, wie in der künstlichen Zelle, wohl aber werden infolge der Dehnung die Zwischenräume zwischen den einzelnen Teilchen der Membran weiter und gröfser, so dafs neue Teilchen vom Protoplasma her dazwischentreten können. Andererseits aber zeigt die bei starken Vergröfserungen sichtbare Schichtung der Zellmembran parallel der Fläche, die mit zunehmendem Dickenwachstum immer deutlicher wird, dafs auch eine Dickenzunahme durch Apposition vorhanden ist (Fig. 62).

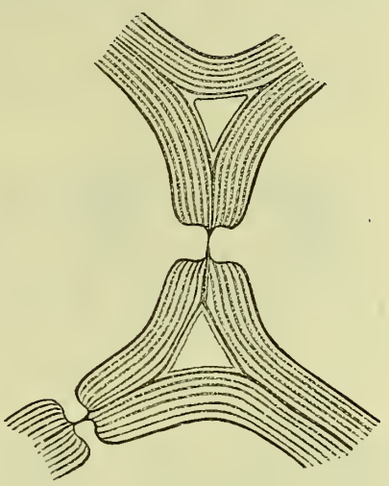


Fig. 62. Zellwand einer Markzelle von Clematis mit Dickenwachstumsschichten. Nach Strasburger.

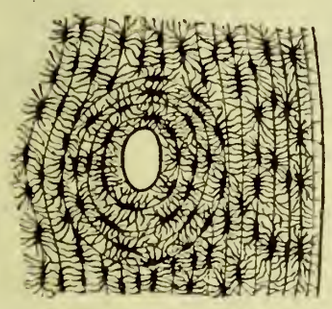


Fig. 63. Knochenquerschliff. Zwischen den sternförmigen Knochenzellen liegt die kompakte Knochengrundsubstanz. In der Mitte des Schliffs ist der Querschnitt eines Knochenkanälchens. Nach Hatschek.

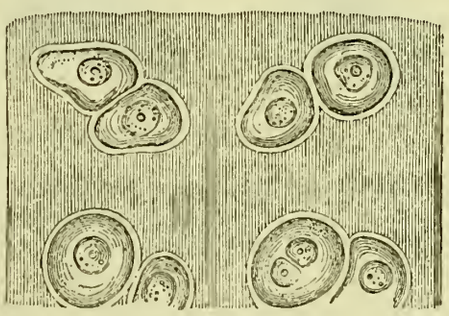


Fig. 64. Hyaliner Knorpel. Zwischen den einzelnen Zellen ist eine feste hyaline Grundsubstanz ausgeschieden. Nach Hatschek.

Wenn die Zellen in ihrem Stoffwechsel kontinuierlich Stoffe produzieren uud nach aufsen abscheiden, so entstehen allmählich jene gewaltigen konsistenten Massen, die bei mehrzelligen Geweben, wo die Produkte der einzelnen Zellen untereinander verschmelzen, wie z. B. beim Knorpel und Knochen (Fig. 63 und 64), die sogenannten

[1]) Vergl. pag. 131.

Interzellularsubstanzen bilden. Nicht immer aber werden die Stoffe sogleich nach aufsen abgeschieden, in manchen Fällen werden sie in einer Vakuole in der Zelle selbst erst als eine feste Masse abgelagert, an die sich Teilchen für Teilchen, wie bei einem Kristall, weiter ansetzt. So werden z. B. die Stärkekörner in den Pflanzenzellen, ferner die Kalknadeln und Kieselkörper bei den Echinodermen, Schwämmen etc., in der Zelle selbst angelegt, und erst nachdem sie eine bestimmte Gröfse erlangt haben, werden sie nach dem Ausscheidungsmodus der festen, geformten Körper nach aufsen abgegeben (Fig. 65, nach Semon)[1]).

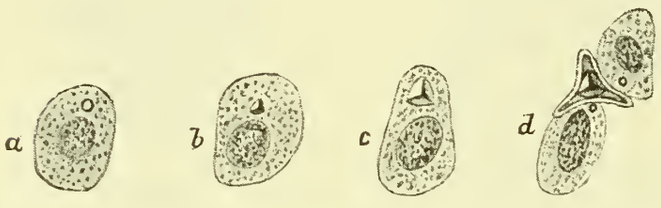


Fig. 65. Entstehung eines Kalkdreistrahlers in einer Echinodermenzelle. Nach Semon.

Den Ausscheidungsmodus derjenigen Stoffe, die schon als geformte Massen im Zellinnern liegen, zeigen uns wieder am besten die Amöben. Wir sahen bei der Nahrungsaufnahme von seiten der Amöben, dafs schliefslich der Nahrungsballen, in einer Nahrungsvakuole eingeschlossen im Protoplasma liegt. In dieser Vakuole, die man auch als Verdauungsvakuole bezeichnen kann, wird alles Verdauliche gelöst und geht in das Protoplasma selbst über; die unverdaulichen Reste aber, wie Schalen von Algen, Panzer von Diatomeen, Chitinmassen von Rädertierchen etc., bleiben in der Vakuole liegen und werden schliefslich auf folgende Weise ausgeschieden: Beim Kriechen der Amöbe kommt es gelegentlich vor, dafs im strömenden Protoplasma die Verdauungsvakuole sehr nahe an die Oberfläche gelangt, so dafs der Inhalt der Vakuole nur noch durch eine dünne

Fig. 66. Amöbe in vier aufeinanderfolgenden Stadien der Exkretion eines unverdauten Nahrungsrestes.

Protoplasmawand von dem Medium getrennt ist. In diesem Falle zerreifst die schmale Wand sehr leicht, indem das Protoplasma nach beiden Seiten von der dünnsten Stelle fortfliefst, und der Inhalt der Vakuole entleert sich mitsamt der geformten Masse nach aufsen (Fig. 66). Dieser Modus der Entleerung geformter Bestandteile aus dem Protoplasma findet sich ausschliefslich bei Zellen, die keine Membran besitzen, also hauptsächlich bei den amöboïden Zellen der verschiedensten Art. Bei den Infusorien ist häufig an einer bestimmten Stelle des Körpers ein besonderer Zellafter vorhanden,

[1]) R. Semon: „Beiträge zur Naturgeschichte der Synaptiden des Mittelmeeres.“ In Mitteil. der zool. Station zu Neapel Bd. VII.

ebenso wie diese Organismen auch einen dauernd bestehenden Zellmund haben (vergl. Fig. 21 *b*, pag. 84 und Fig. 26, pag. 89).

Eine Übergangsform aber zwischen dem Modus der Abgabe flüssiger Stoffe und fester Stoffe stellt gewissermafsen die Schleimsekretion vor. Die Schleimzellen, die im zusammengesetzten Organismus eine so überaus wichtige Rolle spielen, indem sie die inneren Gewebeflächen durch ihre Schleimabsonderung schützen und glatt und feucht erhalten, sind stets zylindrisch. Ihr Kern, von etwas konsistenterem Protoplasma umgeben, liegt am Grunde des Zellkörpers, während der obere Teil der Zelle, der an die freie Schleimhautfläche grenzt, von einer Substanz, dem Mucigen, gebildet wird, die in stetiger Umbildung in Mucin begriffen ist. Bei ruhiger Tätigkeit der Zelle teilt sich kontinuierlich ein wenig von dem Sekret der dünnen Flüssigkeitsschicht mit, welche die Gewebefläche bedeckt. Bei energischer, plötzlicher Sekretion aber wird der ganze Ballen von Schleimsekret, welcher den oberen Teil der Zelle bildet, herausgeschoben (Fig. 67) und verschmilzt mit den von den benachbarten Schleimzellen ausgestofsenen Schleimpfropfen zu einer dicken zusammenhängenden Schleimdecke. Ganz merkwürdig ist die Eigenschaft mancher Holothurien, jener gurkenförmigen Echinodermenformen, ihre dicke und feste Lederhaut auf Reize hin in kurzer Zeit zu einem seidenglänzenden, fadenziehenden Schleim umzuwandeln. Überhaupt verspricht die zellularphysiologische Untersuchung des Sekretionsvorgangs noch manche allgemein-physiologisch sehr interessante Tatsache zu liefern.

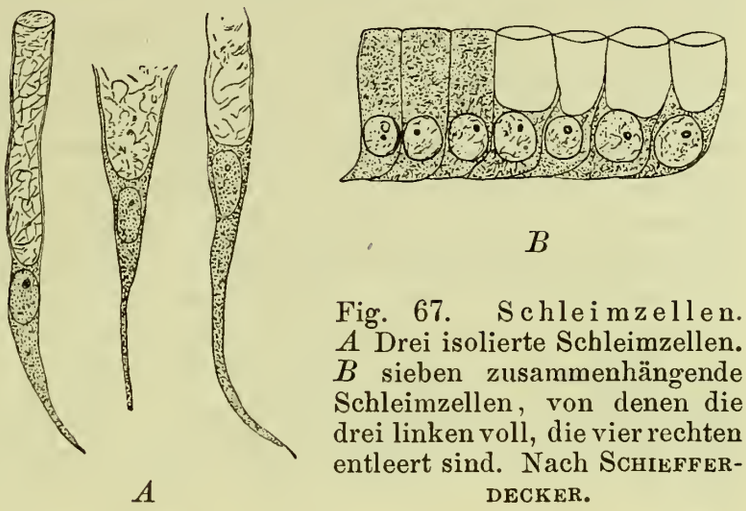


Fig. 67. Schleimzellen. *A* Drei isolierte Schleimzellen. *B* sieben zusammenhängende Schleimzellen, von denen die drei linken voll, die vier rechten entleert sind. Nach Schieffer-decker.

2. Sekret- und Exkretstoffe.

Da es weder möglich noch notwendig ist, hier auf die ganze Fülle der Sekrete und Exkrete, die Tier- und Pflanzenzellen in ihrem Stoffwechsel liefern, näher einzugehen, so wollen wir uns auf die wichtigsten dieser Stoffe beschränken.

a. Sekrete.

Da wir das Charakteristische der Sekrete darin erblicken, dafs sie dem Organismus von irgend welchem Nutzen sind, so ist die Tatsache verständlich, dafs manche dieser Sekrete dem Organismus dauernd erhalten bleiben und nicht an die Aufsenwelt abgegeben werden. Danach können wir zwei Gruppen von Sekreten unterscheiden, je nachdem sie nach ihrer Entstehung immer sofort nach aufsen abgegeben oder dauernd im Organismus, sei es in der Zelle, sei es an ihrer Oberfläche, zurückgehalten werden, wobei es im Zellenstaat des zusammengesetzten Organismus übrigens in beiden

Fällen durchaus nicht immer nötig ist, dafs das Sekret gerade derjenigen Zelle Nutzen bringt, von der es sezerniert wird.

Unter den Sekreten, die nach ihrer Produktion den Organismus verlassen, haben wir in erster Linie die, welche zur Verdauung in Beziehung stehen, also die Enzyme oder gelösten Fermente, die im Tierreich sowohl wie im Pflanzenreich auftreten. So produzieren die Zellen der Speicheldrüsen bei den Tieren das Ptyalin, das die Stärke in Traubenzucker überführt, die Zellen der Magendrüsen das Pepsin, das die Eiweifskörper peptonisiert, sowie das Labferment oder Chymosin, das die Kaseïngerinnung herbeiführt, die Zellen des Pankreas oder der Bauchspeicheldrüse das Ptyalin zur Verdauung der Stärke, das Trypsin zur Peptonisierung der Eiweifskörper und das Steapsin zur Spaltung der Fette. Bei den Pflanzen finden wir ebenfalls Enzyme, so z. B. bei den sogenannten „fleischfressenden Pflanzen", die, wie unsere auf Sümpfen wachsende Drosera, Insekten fangen, festhalten und durch Sekretion peptonisierender Enzyme verdauen. Ob freilich die energisch wirksamen Enzyme, welche im Milchsaft einzelner Pflanzen, wie Carica papaya, produziert werden und gar nicht an die Oberfläche der Pflanze gelangen, wirklich als Sekrete in unserem Sinne oder nur als Exkrete, als Nebenprodukte des Stoffwechsels, aufzufassen sind, ist bisher noch nicht zu entscheiden, da man eine Bedeutung derselben für das Leben der Pflanze bis jetzt noch nicht hat auffinden können. Dagegen sind wieder bei den einzelligen Organismen die Enzyme von grofser Bedeutung für die Ernährung der Zelle, wenn diese Organismen, wie die Bakterien, auf organische Nahrung angewiesen sind, und ihre festen Nahrungsstoffe erst verflüssigen müssen, um sie resorbieren zu können.

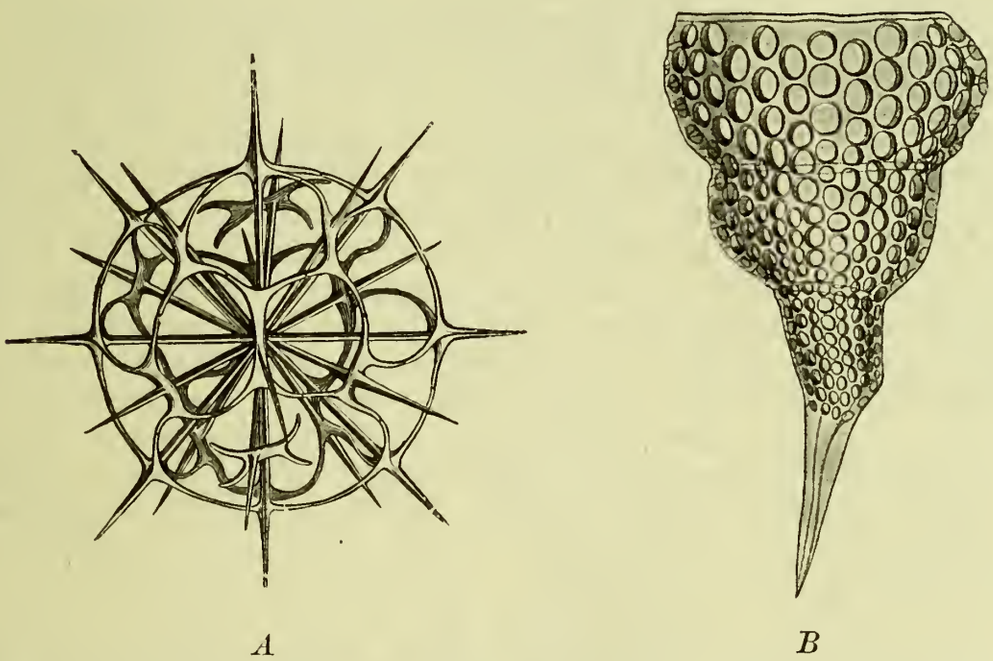
Andere Sekrete, wie das weit verbreitete Mucin, aus dem der Schleim besteht, haben mehrfache Bedeutung. Das Mucin z. B. schützt einerseits die Zelle selbst vor äufseren Einwirkungen, die etwa schädlich sein können, z. B. vor direkten Berührungen, indem bei einer starken Reizung die Schleimzelle eine dicke Schleimschicht produziert, die sie von dem berührenden Körper trennt, wie das der Fall ist bei den Schleimzellen der Luftröhre, wenn ein Fremdkörper in die „unrechte Kehle" gekommen ist. Ferner dient der Schleim dazu, die zerkauten Bissen gleitbar zu machen, so dafs z. B. die vom Schleim des Speichels durchtränkten Speiseballen besser durch die enge Speiseröhre gleiten können. Schliefslich aber dient der Schleim besonders bei den niederen Tieren und bei den einzelligen Organismen zum Festhaften. Die Rhizopoden sondern an der Oberfläche ihres Protoplasmakörpers einen feinen, schleimigen Überzug ab, mit dem sie sich einerseits an ihrer Unterlage ankleben, um zu kriechen, mit dem sie aber andererseits auch anschwimmende Nahrungsorganismen festhalten, um sie in ihren Protoplasmakörper hineinzuziehen und zu verdauen. Eine ähnliche Bedeutung, wie der Schleim als Schutzmittel, haben die Fette, die, wie der Talg, von den Talgdrüsen der Haut produziert werden und die Haut einerseits vor zu starker Verdunstung schützen und anderseits geschmeidig erhalten.

Als Schutzmittel allein dienen ferner, wie Stahl[1]) durch eine

[1]) E. Stahl: „Pflanzen und Schnecken." Eine biologische Studie über die Schutzmittel der Pflanzen gegen Schneckenfrafs. In Jen. Zeitschr. f. Naturw. Bd. XXII, N. F. XV, 1888.

Reihe von Versuchen gezeigt hat, auch in anderer Weise viele Sekrete im Tierreich, vor allem aber im Pflanzenreich, wenn sie übelriechende oder übelschmeckende Stoffe, und zwar Säuren und ätherische Öle, enthalten. Die Organismen werden dadurch geschützt vor dem Gefressenwerden. Gerade in diesen Fällen liegen meist sehr interessante Anpassungserscheinungen an bestimmte Verhältnisse vor, die durch natürliche Selektion entstanden sind und für den Organismus überaus zweckmäfsige Einrichtungen repräsentieren. Dasselbe gilt auch von anderen Fällen, in denen die Pflanzen gerade durch gutriechende oder gutschmeckende Sekrete, wie ätherische Öle, Blütenhonig etc., Insekten anlocken, deren Kommen und Gehen den Pflanzen insofern von Nutzen, ja vielfach unentbehrlich ist, als diese Tiere den Blütenstaub an ihren Beinen mit forttragen und zu den weiblichen Blüten verschleppen, die auf diesem Wege befruchtet werden. Derartige oft erstaunlich zweckmäfsige Anpassungen finden sich zahllose besonders im Pflanzenreich, und die Physiologie der Sekretion berührt sich hier in engster Weise mit dem interessanten Gebiete der Wechselbeziehungen zwischen Pflanzen und Tieren.

Schliefslich könnte man als Sekrete im weitesten Sinne auch die in der Zelle produzierten Stoffe, wie Stärke, Aleuronkörner, Fetttröpfchen etc., auffassen, welche in der Zelle als Reservestoffe eine Zeit lang aufgespeichert, später im Stoffwechsel wieder verbraucht werden.



A *B*

Fig. 68. Kieselskelette von Radiolarien nach Haeckel. *A* Dorataspis. *B* Theoconus.

Zu den Sekreten, die nach ihrer Produktion dauernd im Organismus bleiben, gehören fast ausschliefslich die Pigmente und die skelettbildenden Substanzen. Während die Pigmente, die meist in Form feiner Körnchen auftreten, stets im Zellkörper bleiben und besonders beim Farbenwechsel der Tiere eine noch nicht ganz aufgeklärte Bedeutung für das Tier besitzen, wird die überwiegende Mehrzahl der skelettbildenden Substanzen nach aufsen abgeschieden, sei es, dafs sie in der Zelle selbst angelegt und später ausgestofsen

werden, wie die Kalknadeln und Plättchen der Holothurien, sei es, dafs sie gleich als Membranen, Schalen, Panzer an der Oberfläche der Zellen abgesondert werden, wie die Zellmembranen, die Zellulosemembranen der Pflanzenzellen, die Chitinpanzer der Insekten, die Kieselsäureschalen der Diatomeen, die überaus zierlichen Gitterskelette der Radiolarien (Fig. 68), die Kalkgehäuse der Foraminiferen etc., sei es endlich, dafs sie in den Geweben zwischen den einzelnen Zellen abgelagert werden als sogenannte „Bindesubstanzen", wie das Chondrin im Knorpel, das Collagen im Knochen, der phosphorsaure Kalk im Knochen und die ganze Fülle der Stütz- und Gerüstsubstanzen, die in die Gruppe der Albuminoïde gehören und bei den verschiedenen Tiergruppen verschiedenartige, noch wenig gekannte Zusammensetzung haben.

b. Exkrete.

Die Exkrete sind weit weniger mannigfaltig als die Sekrete. Die Hauptrolle unter ihnen spielen die Stoffe der regressiven Eiweifsmetamorphose, die von jeder lebendigen Substanz ausgeschieden werden.

Unter den gasförmigen Exkreten ist das wichtigste, dessen Produktion mit dem Leben jeder Zelle ohne Ausnahme verknüpft ist, die Kohlensäure, das Endprodukt der Atmung, das zum gröfsten Teil aus der Oxydation und dem Zerfall der spezifischen Eiweifsverbindungen der lebendigen Substanz hervorgeht, zum Teil unter Umständen aber auch aus Gärungsprozessen der Kohlehydrate herrühren kann. Neben der Kohlensäure scheiden, wie wir bereits sahen, die Pflanzen noch Sauerstoff aus, der aus der Spaltung der von den grünen Pflanzenteilen aufgenommenen Kohlensäure stammt. Man hat daher den bereits früher berührten vermeintlichen Gegensatz im Stoffwechsel von Pflanzen und Tieren auch darin zu finden geglaubt, dafs die Pflanzen Kohlensäure aufnehmen und Sauerstoff abgeben, während die Tiere bei der Atmung umgekehrt Sauerstoff aufnehmen und Kohlensäure ausscheiden. Allein spätere Untersuchungen haben gezeigt, dafs auch dieser Gegensatz zwischen beiden Organismenreihen in Wirklichkeit gar nicht besteht. Zwar ist es wahr, dafs die Tiere Sauerstoff einatmen, zur Verbrennung der lebendigen Substanz verwerten und als Verbrennungsprodukt dafür Kohlensäure ausatmen. Aber auch die Pflanzen tun dasselbe. Bei ihnen ist diese fundamentale Lebenserscheinung der Atmung nur verdeckt durch den Verbrauch und die Spaltung der Kohlensäure, die aber mit der Atmung selbst nichts zu tun hat, sondern lediglich mit dem Aufbau der ersten organischen Substanz der Pflanze aus anorganischen Stoffen in Beziehung steht. Untersucht man daher den Stoffwechsel der Pflanze zu einer Zeit, wo keine Stärkebildung vor sich geht, wo keine Kohlensäurespaltung stattfindet, wo aber das Leben der Pflanze in anderen Erscheinungen zum Ausdruck kommt, also des Nachts oder im Dunkeln, so findet man bei gasometrischen Versuchen, die den früher beschriebenen analog sind, dafs die Pflanze genau in derselben Weise Sauerstoff verbraucht wie das Tier und genau so Kohlensäure dafür ausatmet wie das Tier. Der Prozefs der Atmung bei der Pflanze ist also nicht zu verwechseln mit dem Prozefs der Stärkeassimilation, der eine Aufnahme und Spaltung der Kohlensäure und Abscheidung von Sauerstoff verlangt und so den Prozefs der Atmung, der stets daneben

existiert, nur verhüllt. Die Pflanzen atmen ebenso wie die Tiere, und wir können sagen: Die Atmung, d. h. die Aufnahme von Sauerstoff und die Abgabe von Kohlensäure ist eine allgemeine Stoffwechselerscheinung der lebendigen Substanz.

Unter den flüssigen Exkreten finden wir überall das Wasser und eine Anzahl im Wasser gelöster Stoffe. Da die einzelne Zelle bei ihrer Kleinheit zu geringe Mengen von allen diesen Exkretstoffen abgibt, so ist es bei dem jetzigen Stande der mikrochemischen Reaktionen zum gröfsten Teil noch nicht möglich, diese Stoffe für jede einzelne Zelle nachzuweisen; wir müssen uns also, um sie kennen zu lernen, an den zusammengesetzten Zellenstaat halten. Bei der Pflanze wird das Wasser während der „Transpiration" durch die sogenannten Spaltöffnungen der Blätter ausgeschieden und verdunstet. Durch die Tätigkeit besonderer Schliefszellen können die Spaltöffnungen geschlossen und geöffnet und es kann dadurch die Abgabe des Wassers von seiten der Pflanze in feinster Weise geregelt werden. Bei den Tieren sind es besondere Drüsen, die Nieren und die Schweifsdrüsen, deren Zellen das Wasser und damit zugleich die Stoffe der regressiven Eiweifsmetamorphose als Harn aus den Körpersäften ausscheiden und nach aufsen befördern.

Unter den stickstofffreien Produkten des Eiweifsumsatzes sind die meisten vollständig bis zu Kohlensäure und Wasser oxydiert, so dafs als Endprodukte fast ausschliefslich Kohlensäure und Wasser den Körper verlassen. Allein es treten dabei doch auch Zwischenprodukte auf, die, von gewissen Zellen ausgeschieden, im Körper selbst noch ein anderes Schicksal haben. Das gilt besonders von der Milchsäure, die unter anderem von den Muskelzellen in das Blut ausgeschieden wird und sich noch im Blute findet, aber nicht als solche im Harn den Körper verläfst. Dafs die Fleischmilchsäure oder Paramilchsäure aus dem Zerfall von Eiweifskörpern stammt und nicht etwa aus den aufgenommenen Kohlehydraten, geht aus den bereits angeführten Versuchen von Gaglio[1]) hervor. Allein die Fleischmilchsäure wird noch weiter im Körper umgesetzt, denn, wie wir sahen, haben die Versuche von Minkowski[2]) an Gänsen, denen die Leber exstirpiert war, gezeigt, dafs Milchsäure vermutlich an Ammoniak gebunden, zur Harnsäuresynthese verbraucht wird.

Die stickstoffhaltigen Produkte des Eiweifsumsatzes sind die bekannten Stoffe, denen wir schon mehrfach begegnet sind, vor allem Harnstoff, Harnsäure, Hippursäure, Kreatin etc., ferner die Nukleïnbasen Xanthin, Hypoxanthin oder Sarkin, Adenin und Guanin, die zum gröfsten Teil im Harn zur Ausscheidung gelangen und die Stoffe repräsentieren, in denen, abgesehen von einer unbedeutenden Menge im Schweifse und den Faeces, der ganze in der Nahrung aufgenommene Stickstoff den Körper wieder verläfst.

Die letztere Tatsache, dafs mit Ausnahme der verschwindenden Menge im Schweifse und den Faeces der sämtliche Stickstoff im

---

[1]) Gaglio: „Die Milchsäure des Blutes und ihre Ursprungsstätten." In Du Bois-Reymonds Arch. 1886.

[2]) Minkowski: „Über den Einfluſs der Leberexstirpation auf den Stoffwechsel." In Arch. f. exper. Path. u. Pharmak. Bd. 21, 1886.

Harn ausgeschieden wird, hat im Hinblick auf den Umstand, dafs die Eiweifskörper und ihre Derivate die einzigen stickstoffhaltigen Stoffe im Organismus sind, eine sehr grofse Bedeutung in der Physiologie der tierischen Organismen erlangt; aber leider hat sie auch zu einem Fehlschufs geführt, der an sich vielleicht keinen unmittelbaren Einflufs auf die Entwicklung unserer grundlegenden physiologischen Vorstellungen gehabt hätte, wenn nicht auf ihn weitgehende und wichtige Folgerungen aufgebaut worden wären. Aus der eben genannten Tatsache ergibt sich nämlich mit Notwendigkeit zwar, dafs der sämtliche im Harn ausgeschiedene Stickstoff aus dem Zerfall von Eiweifskörpern oder deren Verbindungen stammen mufs, aber nicht der Schlufs, den man noch weiterhin ziehen zu müssen glaubte, dafs der im Harn ausgeschiedene Stickstoff ein Mafs für den Eiweifsumsatz im Körper abgibt. Der letztere Schlufs wäre nur berechtigt, wenn man wüfste, dafs alle stickstoffhaltigen Spaltungsprodukte des Eiweifses ausnahmslos den Körper verlassen. Dafür hat man aber durchaus keinen Anhaltspunkt; im Gegenteil, es ist, um hier nur die Möglichkeit zu berühren, durchaus keine Tatsache vorhanden, die dagegen spräche, dafs sich stickstoffhaltige Spaltungsprodukte der Eiweifskörper oder ihrer Verbindungen mit neuen stickstofffreien Atomgruppen wieder zu Körpern der Eiweifsgruppe synthetisch regenerieren können. Diese letztere Möglichkeit hat man übersehen, und infolgedessen ist man besonders in Bezug auf den Stoffumsatz im Muskel vielfach zu Anschauungen gekommen, die in ihrer Einseitigkeit sicherlich nicht zutreffend sind.

Den Exkretstoffen der regressiven Eiweifsmetamorphose können wir noch eine Gruppe von Stoffen anreihen, die ebenfalls aus der Umformung von Körpern der Eiweifsgruppe hervorgehen, und zwar hauptsächlich im Stoffwechsel der Bakterien. Das sind die sogenannten Ptomaïne und die wegen ihrer sehr giftigen Wirkung als Toxine bezeichneten Stoffe. Auf ihrer giftigen Wirkung beruhen zum gröfsten Teil die schweren Erkrankungen bei den durch Bakterieninfektion erzeugten Infektionskrankheiten, wie Cholera, Dysenterie, Diphtherie, Typhus etc. Die chemische Zusammensetzung dieser Stoffe ist erst in neuerer Zeit ein wenig bekannt geworden, vor allem durch die umfangreichen und tiefgehenden Arbeiten von Brieger[1]). Einige unter ihnen, die zuerst aufgefundenen Ptomaïne, die bei Fäulnis von Eiweifssubstanzen, z. B. in Leichen, durch den Stoffwechsel der Fäulnisbakterien erzeugt werden, sind stickstoffhaltige Basen, welche den sogenannten Alkaloïden oder Pflanzenbasen, die im Pflanzenkörper entstehen und ebenfalls überaus giftige Exkretstoffe repräsentieren, verwandt sind.

Schliefslich ist hier der Ort, um mit einigen Worten noch auf eine sehr interessante Reihe von Stoffen einzugehen, die ebenfalls hauptsächlich durch den Stoffwechsel der Bakterien, aber auch vieler anderer Zellen erzeugt werden und erst in neuester Zeit die Aufmerksamkeit der Forscher auf sich gelenkt haben. Das sind die Toxalbumine, giftige Eiweifskörper, die in dem Stoffwechsel der betreffenden Zellen durch Umformung aus anderen Körpern gebildet werden und in der Pathologie der Infektionskrankheiten eine wichtige Rolle spielen. Diese Toxalbumine sind hauptsächlich Körper aus den

[1]) Brieger: „Über Ptomaïne." Teil I, II u. III. Berlin 1885 u. 1886.

Gruppen der Globuline und der Albumosen. So ist z. B. der wirksame Bestandteil des seiner Zeit von Koch aus den Stoffwechselprodukten der Tuberkelbazillen gewonnenen „Tuberkulins“ eine Toxalbumose, die schon in geringen Dosen äufserst giftig wirkt. Durch Produktion einer anderen Toxalbumose rufen die Diphtheriebazillen ihre sehr charakteristischen Vergiftungserscheinungen im Körper diphtherie-kranker Personen hervor, die oft nur sehr langsam wieder verschwinden. Die Toxalbumose der Diphtheriebakterien war der erste Toxalbuminkörper, welcher von Löffler[1]) als solcher erkannt und von Brieger und Fränkel[2]) rein dargestellt wurde. Man war nicht wenig erstaunt, als man die ersten giftigen Eiweifskörper kennen lernte, nachdem man solange die Eiweifskörper stets nur als unschädliche, ja sogar als unbedingt zum Leben notwendige Nahrungsstoffe gekannt hatte. Und nicht geringer war die Verwunderung, als man später fand, dafs die giftige Wirkung des gefürchteten Schlangengiftes, des Blutes mancher Fische, wie der Muränen etc., ebenfalls auf die Anwesenheit solcher Toxalbumine zurückzuführen ist, die hier durch den Stoffwechsel der Gewebezellen erzeugt und ausgeschieden werden.

Feste Exkretstoffe schliefslich finden wir fast nur bei den Zellen, die geformte Nahrung aufnehmen. Bei ihnen werden die unverdaulichen Reste der Nahrung als feste Exkrete in der bereits beschriebenen Weise nach aufsen abgegeben. Nur in wenigen Fällen werden Exkretstoffe, die sich gelöst im Zellinhalt befinden, in der Zelle selbst zu festen Konkrementen geformt und dann ausgestofsen, wie es z. B. nach den Untersuchungen von Rhumbler[3]) bei Wimperinfusorien vorkommt. Ob man die Konkremente von Guanin und die Kristalle von Guaninkalk, die in manchen Zellen angehäuft und dauernd im Protoplasma abgelagert werden, wie die schön irisierenden Kristallplättchen und Nadeln in den Epidermiszellen der Amphibien und Fische, als Exkrete aufzufassen hat oder nicht vielmehr als Stoffe, die noch weiter im Leben der betreffenden Organismen eine Bedeutung haben, ist zur Zeit noch nicht zu entscheiden.

* * *

Blicken wir noch einmal zurück auf die Tatsachen des Stoffwechsels, und vereinigen wir die einzelnen Erscheinungen zu einem Gesamtbilde, so finden wir, dafs der Stoffwechsel vom Eintritt der Stoffe in die lebendige Zelle bis zum Austritt aus dieser in einer langen Reihe von komplizierten chemischen Prozessen besteht, die wir uns unter dem Bilde einer Kurve mit einem aufsteigenden und einem absteigenden Schenkel vorstellen können. Der aufsteigende Schenkel enthält als Glieder alle Prozesse, welche zum Aufbau der lebendigen Substanz führen; der Höhepunkt wird gebildet von der Synthese der höchstkomplizierten organischen Stoffe, der Eiweifskörper und ihrer Verbindungen, der absteigende Schenkel umfafst die Prozesse des

---

[1]) Löffler: In Deutsche med. Wochenschr. 1890, No. 5 u. 6.

[2]) Brieger u. Fränkel: „Untersuchungen über Bakteriengifte.“ In Berl. klin. Wochenschr. 1890.

[3]) L. Rhumbler: „Die verschiedenen Cystenbildungen und die Entwicklungsgeschichte der holotrichen Infusoriengattung Colpoda.“ In Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 46, 1888.

Zerfalls der lebendigen Substanz bis in ihre einfachsten Spaltungsprodukte. Ausgangspunkt und Endpunkt der Kurve, d. h. die Stoffe, die in den Organismus eintreten und aus ihm austreten, sind am besten bekannt, am wenigsten dagegen und zum gröfsten Teil sogar überhaupt nicht die Glieder der Stoffwechselkurve, welche um den Höhepunkt liegen.

Die grüne Pflanzenzelle, ja schon die einfache, einzellige, grüne Alge, z. B. ein Protococcus, stellt ein chemisches Laboratorium vor, in dem aus den einfachsten anorganischen Stoffen, Kohlensäure, Wasser und Salzen, organische Substanz gemacht wird, wobei Spaltungen und Synthesen immer Hand in Hand laufen. Zuerst entstehen Kohlehydrate. Die Kohlehydrate dienen wieder dazu, um unter Mitwirkung der stickstoffhaltigen Salze Eiweifskörper und deren Verbindungen aufzubauen, wobei die verschiedenartigsten Nebenprodukte entstehen. Diesen allmählichen Aufbau der Eiweifskörper aus ihren Verbindungen vollzieht die grüne Pflanzenzelle aber nicht allein für sich selbst, sie tut es zugleich für sämtliche tierische Zellen mit, welche die Fähigkeit, aus anorganischem Material organisches zu machen, im Laufe der Entwicklung verloren haben. Die von der Pflanze produzierten organischen Stoffe dienen den Pflanzenfressern, das Fleisch der Pflanzenfresser den Fleischfressern als Nahrung. Fleischfresser können aber allein von Eiweifsnahrung leben. Wir sehen also, dafs alle Stoffe, welche im Stoffwechsel vorkommen, teils wie in der Pflanze zum Aufbau von komplizierten Körpern der Eiweifsgruppe führen, teils wie im Fleischfresser allein aus dem Umsatz solcher Körper entstehen können. In der Pflanze sowohl als im Tier aber findet schliefslich ein fortwährender Zerfall von komplizierten Eiweifsverbindungen statt, und als definitive Endprodukte des Stoffwechsels erhalten wir wieder einfache anorganische Verbindungen, dieselben, von denen der Aufbau der lebendigen Substanz ausgegangen ist, nämlich im wesentlichen Kohlensäure, Wasser und stickstoffhaltige Salze. Der ganze Stoffwechsel ist also nur eine Reihe von Prozessen, die zum Aufbau und zum Zerfall der Eiweifskörper und ihrer Verbindungen in Beziehung stehen. Und das gilt von der Pflanze sowohl wie vom Tier.

II. Die Erscheinungen des Formwechsels.

Die Form der Organismen ist keine unveränderliche. Auch abgesehen von den Formveränderungen, die mit den Bewegungserscheinungen verbunden sind und die wir an anderer Stelle betrachten wollen, zeigt die Organismenwelt weitgehende Formveränderungen, die wir als ihre Entwicklung bezeichen. Zwei grofse Reihen von Formveränderungen sind es, die wir an der lebendigen Substanz feststellen: die phylogenetische Entwicklungsreihe oder Stammesentwicklung, welche die Formveränderungen der lebendigen Substanz in ihrer Gesamtheit während der Erdentwicklung umfafst, und die ontogenetische Entwicklungsreihe oder Keimesentwicklung, welche die Formveränderungen bezeichnet, die das einzelne Individuum während seines individuellen Lebens durchläuft. Beide Reihen stehen, wie Haeckel[1]) durch seine bahnbrechenden und

[1]) E. Haeckel: „Generelle Morphologie der Organismen.“ Berlin 1866.

für die moderne Entwicklungslehre grundlegenden Arbeiten gezeigt hat, in einem engen Zusammenhange untereinander, und zwar ist die Keimesentwicklung im allgemeinen eine abgekürzte Rekapitulation der Stammesentwicklung der Organismen.

A. Die phylogenetische Entwicklungsreihe.

Die Formen der lebendigen Substanz auf der Erde sind nicht stets dieselben gewesen, die wir jetzt auf der Erdoberfläche sehen. Die moderne Paläontologie, die Erforschung der versteinerten Organismen, die sich in den verschiedenen Schichten der Erdrinde finden, hat uns mit einer erdrückenden Fülle von Formen bekannt gemacht, die von den jetzt lebenden um so mehr abweichen, je älteren Schichten sie entstammen. Zwar hat die kritische Forschung der letzten Jahrzehnte eine ganze Zahl der wunderbaren Wesen, mit welchen die ältere Geologie die Erde bevölkerte, ins Reich der Fabel gewiesen und als Phantasiebilder entschleiert, die mit den seltsamen Tiergebilden, welche der formenschöpferische Geist der Inder, der Babylonier, der Inkas erschuf, auf gleicher Stufe stehen; dennoch aber hat die Entdeckung wohlerhaltener fossiler Formen gerade in den letzten Jahrzehnten uns deutlich bewiesen, wie ganz anders die Organismenwelt der Erdoberfläche in früheren Perioden der Erdentwicklung zusammengesetzt war. Wir haben eine überwältigende Formenfülle von Organismen kennen gelernt, die vor uns Wasser und Land bevölkerten, aber erst die Deszendenzlehre hat einen kausalen Zusammenhang in diesen Formenreichtum gebracht, indem sie zeigte, dafs die fossilen Organismen nicht als alleinstehende Kuriosa, als „lusus naturae“, als mifslungene Versuche eines Schöpfers aufzufassen sind, wie es noch das XVIII. Jahrhundert glaubte, sondern dafs sie die ausgestorbenen Zweige und Äste eines gewaltigen, mächtig ausgebreiteten Stammbaumes sind, dessen jüngste und letzte Sprossen die jetzt lebenden Organismen repräsentieren, dessen älteste Äste aus einer gemeinsamen Wurzel, dem Reich der Protisten, entsprungen sind, deren direkte, verhältnismäfsig wenig veränderte Nachkommen wir noch jetzt in dem interessanten Formengebiet der einzelligen Wesen, der Rhizopoden und Bakterien, der Infusorien und Algen, vor uns haben. Der modernen Morphologie ist es im wesentlichen gelungen, durch kritische Forschung ein Bild vom Stammbaum der Organismen in grofsen Zügen zu entwerfen, und der Begriff der natürlichen „Verwandtschaft“, wie er von der früheren systematischen Morphologie in übertragener Bedeutung vorahnend angewandt worden war, hat durch die phylogenetische Forschung eine durchaus reale Bedeutung erhalten. Unsere jetzige Organismenwelt ist das Produkt einer sich über ungeheuer lange Zeiträume erstreckenden historischen Entwicklung, bei der die einen Formen, wie die Wirbeltiere, das Resultat mannigfaltiger und tiefgehender Umformungen sind, während die anderen Formen, wie die Protisten, sich in verhältnismäfsig wenig veränderter Gestalt aus frühester Zeit her erhalten haben. Der letztere Umstand, dafs wir in den einzelligen Protisten eine Organismengruppe kennen, welche die Charaktere der alten ehrwürdigen Vorfahren aller Organismen noch in verhältnismäfsig wenig getrübter Reinheit besitzt, läfst übrigens gerade diese einzelligen Mikroorganismen

auch physiologisch als eine besonders wertvolle Gruppe erscheinen. Gehen wir aber noch etwas genauer auf die Erscheinungen der Formentwicklung im allgemeinen ein.

Kein Stoff ohne Form. Form und Stoff sind untrennbar miteinander verknüpft, und jeder Stoff, jede Substanz hat eine bestimmte Form, welche der Ausdruck chemisch-physikalischer Faktoren ist, die teils durch die Beschaffenheit des betreffenden Stoffes selbst, teils durch die Einwirkungen, die der Körper von aufsen her erfahren hat, gegeben sind. Die lebendige Substanz ist nur ein Teil der Materie, die den Erdkörper zusammensetzt, und ist ihrer elementaren Beschaffenheit nach nicht von anderen Stoffen verschieden. Die lebendige Substanz mufs also in ihrer Formbildung ebenso den mechanischen Gesetzen der Materie gehorchen wie alle anderen Körper. Hat aber ein Organismus irgend eine bestimmte Form, so sind es zwei Momente, deren Wechselwirkung seine weitere Formentwicklung bestimmt, ein konservatives Moment, das in formerhaltendem, und ein kommutatives, das in formveränderndem Sinne wirksam ist. Das formerhaltende Moment ist die Vererbung der vorhandenen Eigenschaften, das formverändernde die Anpassung an veränderte äufsere Verhältnisse.

1. Die Vererbung.

Die Vererbung ist eine der bekanntesten Erscheinungen, so bekannt, dafs wir sie im täglichen Leben kaum beachten, und uns ihrer nur bewufst werden in besonders charakteristischen Fällen. Die Vererbung ist einfach die Tatsache, dafs sich die Eigenschaften der Eltern bei der Fortpflanzung auf die Kinder übertragen, so dafs die Nachkommen den Vorfahren im allgemeinen gleichen. Die Nachkommen eines Käfers werden immer wieder Käfer von derselben Form; aus den Eiern eines Huhnes entwickelt sich immer wieder ein Huhn; ein Hund kann immer nur Hunde, ein Mensch nur Menschen erzeugen, niemals andere Wesen. Diese Vererbung der Eigenschaften der Eltern auf die Nachkommen geht bis in die feinsten Einzelheiten, und nicht blofs die äufsere Körperform, sondern auch bestimmte Bewegungsformen, Haltungen, Gewohnheiten etc. vererben sich. Am deutlichsten sehen wir das beim Menschen, weil beim Menschen durch Übung in der Unterscheidung unser Blick am meisten selbst für Kleinigkeiten geschärft ist. Es fällt uns aber die Tatsache der Vererbung in der Regel nur auf, wenn es sich um besonders charakteristische Merkmale handelt, wenn wir eigentümliche Gesichtszüge, Abnormitäten des Körpers, wie z. B. überzählige Finger, Behaarung des ganzen Körpers oder ungewöhnlicher Teile, körperlicher Defekte etc. sich von den Eltern auf die Kinder übertragen sehen.

Allein nicht immer sehen wir die Vererbung aller Eigentümlichkeiten. Viele speziellere Eigenschaften vererben sich überhaupt nicht, andere übertragen sich nicht von den Eltern auf die nächste Generation, sondern erst wieder auf die zweite oder dritte. Dieses Übertragen von Eigenschaften von den Eltern auf die zweite, dritte oder noch spätere Generationen mit Überspringung der dazwischenliegenden ist als Rückschlag oder „Atavismus“ bekannt. So beobachtet man beim Menschen nicht selten, dafs die Kinder wieder Eigentümlichkeiten ihrer Grofseltern haben, die ihren Eltern zeitlebens fehlten. Ja, manche Eigentümlichkeiten können, nachdem sie viele Hunderte

von Generationen hindurch latent geblieben waren, plötzlich wieder in einer Generation auftreten. Das wird besonders oft beobachtet bei Haustieren und Kulturpflanzen, die durch allmähliche Veredlung aus wilden Formen künstlich gezüchtet worden sind. Diese schlagen, wenn man sie verwildern läfst, in der Regel wieder in die wilde Stammform zurück, und jeder Tierzüchter, jeder Gärtner kennt eine Unzahl von Beispielen dafür. Es würde zu weit führen, diese Tatsachen hier ausführlicher zu behandeln, und es würde überflüssig sein, da durch die unsterblichen Werke Darwins [1]) sowie durch die Arbeiten der Morphologie, welche im Anschlufs an die Deszendenztheorie entstanden sind, eine Fülle von Beispielen ganz allgemein bekannt geworden ist.

Eine Frage ist in neuerer Zeit im Vererbungsproblem in den Vordergrund des Interesses getreten und äufserst lebhaft diskutiert worden, das ist die Frage nach der Vererbung erworbener Eigenschaften bei vielzelligen Organismen. Werden Eigentümlichkeiten, die während des individuellen Lebens durch Einwirkung äufserer Einflüsse entstanden sind, also z. B. Verstümmelungen, Krankheiten etc., auf die Nachkommen vererbt oder werden nur angeborene Eigenschaften, d. h. Eigenschaften, die schon während der Keimesentwicklung des Organismus angelegt worden sind, übertragen? Während Darwin [2]), Haeckel [3]), Eimer [4]) und andere die Ansicht vertreten, dafs auch erworbene Eigenschaften erblich sind, hat Weismann [5]) in einer langen Reihe von Arbeiten zu zeigen gesucht, dafs nur solche Eigenschaften vererbt werden, die bereits in ihrer Anlage in den Keimzellen des Organismus vorhanden waren. Es mufs auf den ersten Blick verwundern, dafs eine solche Frage, die scheinbar so leicht zu beantworten ist, Gegenstand so entgegengesetzter Vorstellungen sein kann; denn nichts scheint einfacher, als durch das Experiment zu entscheiden, ob sich etwa Verstümmelungen, die man an einem erwachsenen Tier anbringt, auf die Nachkommen vererben. In der Tat sind von Weismann und anderen solche Versuche gemacht worden. Weismann schnitt zwölf weifsen Mäusen, von denen sieben weiblichen und fünf männlichen Geschlechts waren, die Schwänze ab, und züchtete fünf Generationen von Nachkommen, im ganzen 849 Mäuse von diesen schwanzlosen Eltern, aber keine einzige unter ihnen kam ohne Schwanz auf die Welt; die Schwänze hatten sämtlich bei den ausgewachsenen Tieren ihre völlig normale Länge. Solche Versuche sind mehrfach angestellt worden, aber sie beweisen nichts anderes, als dafs in den betreffenden Fällen die Verstümmelungen nicht vererbt wurden. Dafs überhaupt keine erworbenen Eigenschaften vererbt werden, darf daraus noch nicht geschlossen werden. Demgegenüber ist von der anderen Partei eine Anzahl von Beispielen beigebracht worden, aus denen hervorzugehen schien, dafs gewisse erworbene Eigentümlichkeiten vererbt worden

---

[1]) Charles Darwin: „On the origin of species by means of natural selection (or the preservation of favoured races in the struggle for life"). London 1859.

[2]) Ebenda.

[3]) Ernst Haeckel: „Generelle Morphologie der Organismen." Berlin 1866.

[4]) G. Th. Eimer: „Die Entstehung der Arten auf Grund von Vererben erworbener Eigenschaften nach den Gesetzen organischen Wachsens." I. Teil. Jena 1888.

[5]) Weismann: „Aufsätze über Vererbung und verwandte biologische Fragen." (Enthält alle Arbeiten Weismanns über Vererbung von 1881 an.)

waren. Allein, Weismann hat alle diese Fälle wieder einer sehr sorgfältigen Kritik unterzogen und zu zeigen versucht, dafs sie aus verschiedenen Gründen nicht als beweiskräftig angesehen werden dürfen. So ist die Frage bisher noch immer nicht entschieden. Eine Entscheidung aber kann in der Tat nur durch das Experiment herbeigeführt werden. Freilich nicht durch Experimente wie die an den Mäusen. Es ist von vornherein im höchsten Grade unwahrscheinlich, dafs sich die Verstümmelung des Schwanzes oder des Fingers oder ähnlicher Körperteile vererben sollte, denn es ist kaum anzunehmen, dafs die betreffenden Organe mit den Geschlechtszellen, durch die allein eine Fortpflanzung und Vererbung geschieht, in einer solchen Beziehung stehen, dafs ihre Verstümmelung einen merkbaren Einfluſs auf die Geschlechtszellen ausüben sollte, und ein solcher ist die erste Voraussetzung für eine Vererbung. Bei künftigen Experimenten müfsten also wenigstens Verstümmelungen an solchen Organen angebracht werden, die nachweislich mit den Geschlechtsorganen in Korrelation stehen, nur dann wäre die Möglichkeit einer Vererbbarkeit vorhanden. Solche Korrelationen sind aber nur wenige bekannt. So z. B. steht beim Menschen die Entwicklung des Kehlkopfes in Korrelation mit den Geschlechtsorganen. Männer, die in der Jugend durch Kastration die Hoden verloren haben, behalten zeitlebens einen in der Entwicklung zurückgebliebenen Kehlkopf und eine hohe Kinderstimme. Die herrlichen Soprane in der Peterskirche zu Rom, deren gesangskünstlerische Leistungen jährlich Tausende von Fremden anlocken, haben oft Beispiele dafür geliefert. Ähnliche Korrelationen müssen vor allem erst mehr erforscht und dann zu Versuchen benutzt werden, soll nicht das Experimentieren ein planloses Umhertasten bleiben, das die Entscheidung dem Zufall überläfst. Dafs Einwirkungen auf die Geschlechtszellen, also auf Ei und Spermatozoon, die weitere Entwicklung in hohem Grade beeinflussen, ist von vornherein einleuchtend und zudem in neuerer Zeit durch eine grofse Zahl ausgezeichneter Versuche, besonders von den Brüdern Hertwig [1]), gezeigt worden. Wenn also Verstümmelungen am hochentwickelten Tiere oder an der Pflanze angebracht werden können, welche die lebendige Substanz der Geschlechts- oder Keimzellen verändern, dann erst wäre die Möglichkeit gegeben, experimentell zu entscheiden, ob sich die Verstümmelungen als solche durch ganz bestimmte Beeinflussung der Geschlechtszellen vererben, oder ob sie die Geschlechtszellen nur insoweit beeinflussen, als aus ihnen Nachkommen mit irgend welchen anderen Defekten und Abnormitäten hervorgehen, die nicht der angebrachten Verstümmelung gleichen. Im ersteren Falle würde eine wirkliche Vererbung erworbener Eigenschaften vorliegen, im zweiten nicht. Die Frage nach der Vererbung erworbener Eigenschaften bleibt also noch immer experimentell zu entscheiden. Was man bisher im bejahenden oder verneinenden Sinne geäufsert hat, sind nichts als mehr oder weniger wahrscheinliche Vermutungen.

Allerdings dürfte es schwer sein, sich manche allgemeine Erscheinungen der Formenbildung ganz ohne die Annahme einer Vererbung erworbener Eigenschaften zu erklären. Die individuellen Variationen unter den Organismen einer und derselben Art können

---

[1]) O. und R. Hertwig: „Über den Befruchtungs- und Teilungsvorgang des tierischen Eies unter dem Einfluſs äufserer Agentien.“ Jen. Zeitschr. für Naturw. 1887.

ja bei solchen Organismen, die sich wie die niedrigsten Lebewesen ungeschlechtlich fortpflanzen, in letzter Instanz nur durch direkte Einwirkung äufserer Faktoren auf das Keimplasma derselben entstehen. Sie sind also erworbene Eigenschaften, und wenn sich diese erworbenen individuellen Eigenschaften nicht vererben könnten, dann wäre überhaupt jede Möglichkeit einer Formenentwicklung der Organismen auf der Erdoberfläche ausgeschlossen, denn die ersten und einfachsten Organismen auf der Erde würden dann ihre Formen immer nur wieder durch Vererbung repetiert haben und könnten niemals Ausgangspunkte für die Entwicklung der ungeheuren Formenhülle geworden sein, die aus ihrer allmählichen Umbildung entstanden ist. Man könnte freilich einwenden, dafs die erworbenen Eigenschaften sich durchaus nicht notwendigerweise vererbt haben müssen, sondern vielmehr durch das Bestehenbleiben der Faktoren, welche sie bei den Eltern erzeugten, auch bei den Nachkommen immer wieder direkt erzeugt und erhalten würden, solange überhaupt diese wirksamen Faktoren in der äufseren Umgebung dauern. Allein, auch damit kommt man nicht gut um die Annahme einer Vererbung erworbener Eigenschaften herum, denn wäre eine solche tatsächlich nirgends vorhanden, so müfsten die betreffenden Eigenschaften nach Wegfall der äufseren Faktoren, welche sie erzeugten, ebenfalls wieder wegfallen, und die Organismenform würde sofort wieder zu ihrer Urform zurückkehren. Das ist zwar bei kurzdauernden Einwirkungen vielfach der Fall (siehe unten Artemia und Amöba), das trifft aber nicht zu für die Eigenschaften, die sich im Laufe von Jahrhunderten und Jahrmillionen festgesetzt haben. Sonst wäre es kaum verständlich, dafs in ein und demselben Meerwasser, in ein und demselben Teich dauernd verschiedene Organismenformen unter völlig gleichen äufseren Bedingungen nebeneinander lebten. Indessen, alles das sind blofse Betrachtungen und Spekulationen, die nur mehr oder weniger plausible Wahrscheinlichkeitsgründe beibringen können. Ein exakter Beweis oder eine experimentelle Widerlegung der einen oder anderen Ansicht fehlt, wie gesagt, bis heute vollständig.

Bei dem Ausfall der Vererbung handelt es sich in allen Fällen immer nur um spezielle Eigentümlichkeiten. Die allgemeinen Charaktere eines jeden Organismus, die schon lange Generationen hindurch immer fortgepflanzt worden sind, mögen sie nun ausschliefslich angeboren oder mögen sie wirklich einst von irgend einem Vorfahren erworben sein, werden im wesentlichen auch immer wieder auf die Nachkommen übertragen. Eine Veränderung findet so langsam statt, dafs wir sie innerhalb weniger Generationen, die während eines oder weniger Menschenalter zur Beobachtung kommen, ja, sogar innerhalb vieler Generationen, wie aus der Identität der in ägyptischen Gräbern gefundenen Tierwelt mit der jetzigen hervorgeht, kaum bemerken können.

So repräsentiert die Tatsache der Vererbung ein Moment, das in der phylogenetischen Entwicklungsreihe die Erhaltung der einmal vorhandenen Eigentümlichkeiten der Form bedingt.

2. Die Anpassung.

Nicht so unmittelbar wie das formerhaltende Moment der Vererbung tritt uns das formverändernde Moment der Anpassung ent-

gegen, und zwar vornehmlich deshalb, weil die Erscheinungen der Anpassung fast sämtlich erst innerhalb längerer Zeiträume bemerkbar werden, während die Tatsache der Vererbung uns bei jeder Generation von Organismen vor Augen tritt. Allein, wenn wir auch meist nicht leicht die Veränderungen der Anpassung selbst beobachten, so sehen wir doch täglich ihren Erfolg, der uns auf Schritt und Tritt begegnet, meist allerdings, ohne dafs wir uns dieses Umstandes bewufst sind. Die für die ältere Naturforschung so wunderbare Tatsache der Zweckmäfsigkeit in der lebendigen Natur, welche noch bis nach der Mitte des vorigen Jahrhunderts die ratlose Naturwissenschaft immer wieder der „Teleologie“ in die Arme trieb, d. h. der Annahme eines vorherbestimmten Schöpfungsplanes, wie ihn die dogmatische Theologie, altehrwürdige Ideen treulich bewahrend, noch heute annimmt, diese anscheinend so wunderbare Zweckmäfsigkeit in der Natur ist der einfache Ausdruck oder besser Erfolg der Anpassung der Organismen an ihre Lebensbedingungen im weitesten Sinne.

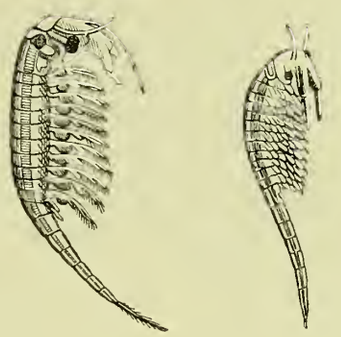
Die Wassertiere sind an das Leben im Wasser, die Landtiere an das Leben im Trocknen, die Flugtiere an das Leben in der Luft in höchst zweckmäfsiger Weise angepafst. Die Fische haben als Extremitäten Flossen, die als Ruderorgane überaus vollkommen fungieren, die Landwirbeltiere haben statt der Flossen Beine zum Gehen und Kriechen auf dem Trocknen, die Vögel schliefslich haben äufserst zweckmäfsig gebaute Flügel, mit denen sie ihren leichten, von lufthaltigen Knochen gestützten Körper durch die Lüfte schwingen, in einer so vollkommenen Weise, wie es bis jetzt immer der vergebliche Wunsch aller Erfinder von künstlichen Flugmaschinen geblieben ist. Aber in einzelnen Fällen nur können wir in der Entwicklung des Individuums eine Anpassung an andere Verhältnisse verfolgen. So atmen z. B. die Larven der Amphibien, der Frösche, solange sie als geschwänzte Kaulquappen im Wasser leben, wie die Fische durch Kiemen, die in zweckmäfsigster und einfachster Weise konstruiert sind, um die im Wasser gelöste Luft in gasförmigem Zustande aus dem Wasser zu gewinnen. Sobald sie aber als kleine Frösche auf das Land kommen, schrumpfen die Schwänze ein, degenerieren die Kiemen und entwickeln sich die Lungen, mit denen sie, wie alle Landtiere, die Luft direkt in den Körper aufnehmen. Hindert man die Kaulquappen künstlich, aufs Trockene zu kriechen, so behalten sie dauernd Schwanz und Kiemen, ohne dafs die Lungen sich weiter entwickelten, trotzdem die Tiere eine stattliche Gröfse erreichen. Solche Beispiele zeigen, dafs die Organismen in zweckmäfsigster Weise an ihre Lebensverhältnisse angepafst sind, und die neuere zoologische und botanische Forschung hat gefunden, dafs diese Anpassungen in tiefgehendster Weise sich bis auf die feinsten Einzelheiten erstrecken, an die ein unbefangener Beobachter niemals denken würde.

Da sich die Verhältnisse auf der Erdoberfläche seit ihrer Glutzeit her bis jetzt fortdauernd langsam geändert haben, da ferner fortwährend in lokal beschränkten Gebieten ziemlich schnelle Änderungen der äufseren Lebensverhältnisse eintreten, so mufs, wenn wir sehen, dafs alle Organismen bis in die kleinsten Kleinigkeiten hinein in so vollkommener Weise den allgemeinen und speziellen Verhältnissen zweckentsprechend gebaut sind, fortwährend eine Anpassung der Organismen an die äufseren Verhältnisse stattfinden, und zwar in demselben Mafse, wie sich die Verhältnisse ändern. Bestände diese

Proportionalität zwischen der Änderung der äufseren Bedingungen und der Änderung der Organismenformen nicht, so müfste sich in absehbarer Zeit eine aufserordentliche Unzweckmäfsigkeit im Bau der Organismen herausgebildet haben. Wir wissen aber, dafs die Fälle, in denen ein Organ auch nur überflüssig zu sein scheint, verhältnismäfsig selten sind, dafs aber schädliche Einrichtungen vielleicht überhaupt nicht vorkommen.

Der Modus der Anpassung der Organismen ist ein doppelter. Wir können eine individuelle oder persönliche Anpassung und eine phyletische oder Stammesanpassung unterscheiden. Beide finden in durchaus verschiedener Weise statt.

Die individuelle Anpassung bewegt sich nur innerhalb sehr geringer Breiten und hat für die Formveränderung der phylogenetischen Entwicklungsreihe vielleicht nur untergeordnete, ja, wenn die Vererbung erworbener Eigenschaften nicht stattfindet, überhaupt keine Bedeutung, denn sie besteht darin, dafs die Veränderungen der äufseren Umgebung direkt auch verändernd auf den Organismus selbst einwirken, und zwar in der Weise, wie es den verschiedenen Momenten der Umgebung entspricht. Bei Gewohnheiten, in der Lebensweise etc. spricht sich hier die Anpassung meistens viel deutlicher aus als in der Form. Ein Mensch, unter andere Lebensbedingungen, in ein anderes Land, unter andere Leute versetzt, pafst sich im Laufe der Jahre mehr und mehr seiner Umgebung an und übernimmt ihre Sitten und Gebräuche, ihre Tätigkeiten und Lebensweise mehr und mehr. Weit seltener beobachtet man an Organismen durch individuelle Anpassung an andere Lebensbedingungen eine Änderung der Körperformen, und zwar aus dem Grunde, weil dazu schon viel weitgehendere Änderungen in den Lebensbedingungen notwendig sind, die nicht mehr so leicht ertragen werden wie die verhältnismäfsig geringen Änderungen, die nur zur Anpassung in der Lebensweise führen. Schon eine verhältnismäfsig geringe Änderung der Zusammensetzung des Wassers, in dem die Wassertiere leben, führt in den meisten Fällen den Tod herbei. Meerestiere in Süfswasser und Süfswassertiere in Meerwasser gesetzt, gehen meistens zu Grunde; nur wenige Formen, besonders solche, die in den Flufsmündungen leben, wie viele Fische, haben sich an beides angepafst. Sehr interessant ist in dieser Beziehung ein Krebs, die Artemia salina. Schmankewitsch [1]) nämlich stellte die eigentümliche Tatsache fest, dafs sich dieser kleine, im Seewasser lebende Krebs durch langsame Gewöhnung an Süfswasser in eine andere Krebsform, und zwar in verdünntem Meerwasser zunächst in die Artemia Milhauseni, in reinem Süfswasser schliefslich in den Branchipus stagnalis, Formen mit durchaus verschiedenen Charakteren, umwandeln läfst. Auch von der einzelnen Zelle sind ähnliche Fälle bekannt. So haben



A *B*

Fig. 69. *A* Branchipus stagnalis, Süfswasserform. *B* Artemia salina, Seewasserform desselben Krebses. Aus Semper.

[1]) Schmankewitsch: „Zur Kenntnis des Einflusses der äufseren Lebensbedingungen auf die Organisation der Tiere.“ In Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 29, 1877.

A. Schneider, Brass und Zacharias[1]) an Spermatozoen, Darmepithelzellen und Amöben durch Zusatz verschiedener Lösungen zum Medium bedeutende Formveränderungen erzeugt. Überhaupt bieten einzellige Organismen, besonders Infusorien und Rhizopoden, viele günstige Objekte für das Studium der Formveränderungen, welche die Körperform bei Veränderung des umgebenden Mediums erfährt. Sehr interessant ist folgendes Beispiel[2]), aus dem hervorgeht, dafs die verschiedenen Amöbenformen, die man nach der Gestalt der Pseudopodien zu unterscheiden pflegt, durchaus nicht immer als besondere Arten im Sinne der Systematik aufgefafst werden dürfen. In faulenden Heuaufgüssen findet man an der aus Bakterienfilzen bestehenden Oberflächenhaut oft unzählige Massen kleiner Amöben. Auf den Objektträger gebracht besitzen die Hunderte und Tausende von Amöben zunächst im wesentlichen Kugelform (Fig. 70 *a*). Allmählich beginnen sie breitlappige Pseudopodien auszustrecken, und zwar nach ver-

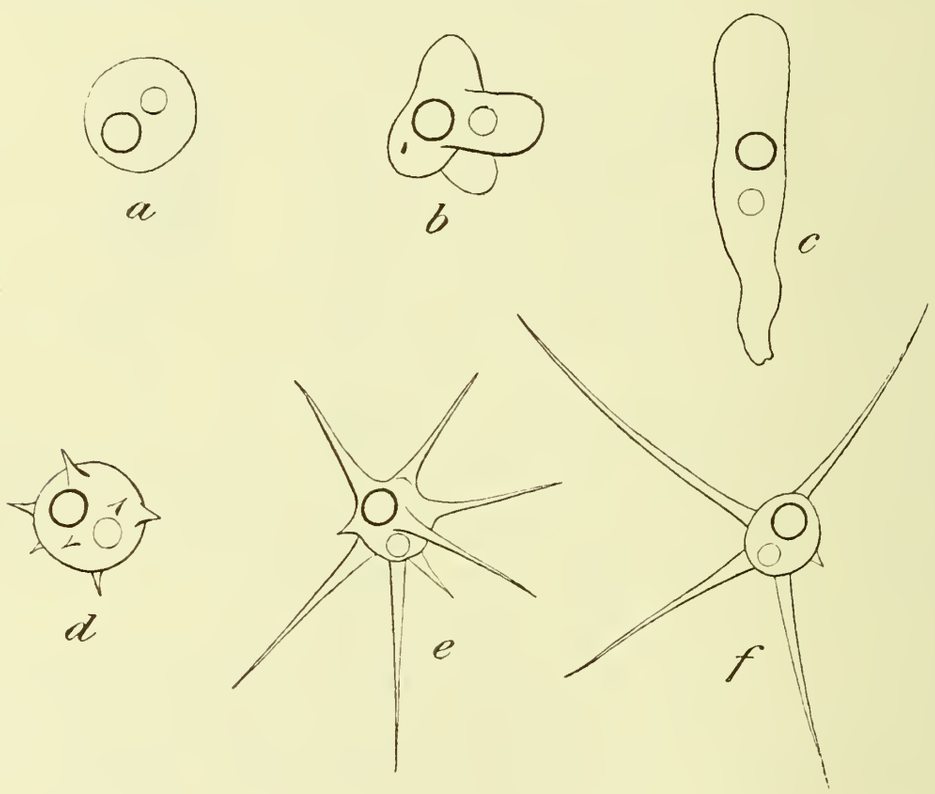


Fig. 70. Amoeba limax. *a* kontrahiert; *b* im Beginn der Pseudopodienbildung (Proteus-Form); *c* gewöhnliche Limax-Form; *d*, *e*, *f* Formen nach Zusatz von Kalilauge; *d* im Beginn der Einwirkung, *e*, *f* Radiosa-Formen.

schiedenen Richtungen hin, so dafs sie die Form einer Amöbe annehmen, die als Amoeba proteus (princeps) Fig. 70 *b* bekannt ist. Allein, bald bildet sich eine Hauptrichtung des Kriechens heraus, indem die ganze Amöbe gewissermafsen ein einziges langes Pseudopodium vorstellt und die Form der Amoeba limax annimmt (Fig. 70 *c*). In dieser Form kriechen die Amöben sämtlich dauernd umher, solange sie nicht gestört werden. Verändert man nunmehr die

[1]) O. Zacharias: „Experimentelle Untersuchungen über Pseudopodienbildung.“ Im Biolog. Zentralblatt 1885.

[2]) M. Verworn: „Die polare Erregung der lebendigen Substanz etc.“ IV. Mitteilung. In Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 65. 1896.

Zusammensetzung des Mediums, indem man das Wasser durch Zusatz von Kalilauge sehr schwach alkalisch macht, so beobachtet man folgendes. Die Amöben ziehen sich zunächst sämtlich wieder kugelig zusammen, aber bald darauf treten an den Kugeloberflächen feine, spitze Pseudopodien hervor (Fig. 70*d*), die länger und länger werden und schliefslich wie lange, spitze Dornen erscheinen. So nehmen die Amöben im Laufe von etwa 15—20 Minuten die Gestalt einer sehr charakteristischen Amöbenform an, die unter dem Namen Amoeba radiosa (Fig. 70*e*, *f*) als besondere, sehr gut abgegrenzte Amöbenform in der Systematik bekannt ist, und in dieser Form, deren Bewegungen sehr träge sind, verharren die Amöben, solange die alkalische Beschaffenheit des Mediums andauert. Bringt man sie wieder in ihr gewöhnliches Wasser, so wandelt sich ihre Gestalt allmählich wieder zu der gewöhnlichen Limax-Form um. Ganz ähnlich verhalten sich manche Schimmelpilze, die man an das Leben in konzentrierten Salzlösungen gewöhnen kann, wenn diese genügend Nährstoffe für den Mucor enthalten. Die Pilzfäden werden alsdann in der Regel bedeutend dünner und schlanker als in gewöhnlichem Wasser. Eine sehr interessante, zwar nicht die Form, sondern die Farbe der Organismen betreffende Anpassungserscheinung haben vor kurzem Engelmann und Gaidukov[1]) gefunden und experimentell studiert, das ist die Farbenveränderung der Oszillarienfäden unter dem Einfluſs von farbigem Licht. Bei diesen Versuchen hat sich eine Gesetzmäſsigkeit der Farbenanpassung herausgestellt, die Engelmann als das Gesetz der „komplementären chromatischen Adaptation“ bezeichnet, und die in dem Sinne zum Ausdruck kommt, „daſs das Absorptionsvermögen des Chromophylls für die in der einwirkenden Strahlung dominierenden Wellenlängen zunimmt, für die relativ geschwächten abnimmt“, d. h. die ursprüngliche Farbe wird unter der Einwirkung farbigen Lichts mehr und mehr komplementär zu der des einwirkenden Lichts. Diese Verfärbung bleibt aber auch nach dem Überführen der angepaſsten Algenfäden in gewöhnliches Licht noch monatelang bestehen und scheint sich sogar auf die folgenden Zellgenerationen zu übertragen. Sollte sich die letztere Wahrnehmung bei weiterer experimenteller Verfolgung bestätigen, so würde hier ein wirklich einwandfreier experimenteller Beweis für die Vererbung erworbener Eigenschaften vorliegen. Indessen bleiben erst die weiteren Versuche über diese Frage abzuwarten. In vielen Fällen wirkt die Veränderung der Lebensbedingungen nicht unmittelbar auf die Form des Individuums, sondern in nicht sichtbarer Weise auf das Keimplasma der Geschlechtszellen ein, so daſs erst die Nachkommen andere Formen annehmen, als sie unter den früheren Bedingungen gehabt hätten, ein Moment, das aber schon mehr für die phyletische Anpassung in Betracht kommt.

Die phyletische Anpassung, d. h. die allmähliche Anpassung der Formenreihen an die jeweiligen Lebensbedingungen, hat für den Formwechsel in der phylogenetischen Entwicklungsreihe eine ungleich gröſsere, vielleicht allein maſsgebende Bedeutung. Sie erfolgt auf eine durchaus andere Weise, und es ist die unsterb-

[1]) N. Gaidukov: „Über den Einfluſs farbigen Lichts auf die Färbung lebender Oszillarien.“ In Abhandl. d. Königl. preuſs. Akad. d. Wiss. zu Berlin 1902 (Anhang).

liche Tat Darwins[1]), indem er die Art und Weise dieser Anpassung aufdeckte, für das Wunder der Zweckmäfsigkeit in der organischen Welt den Weg einer natürlichen Erklärung gezeigt zu haben. Nach der Darwinschen Selektionstheorie kommt die Anpassung der Organismen an die äufseren Verhältnisse nicht durch unmittelbare Veränderung des einzelnen Individuums zu stande, sondern durch „natürliche Auslese“ (natural selection) unter vielen Individuen in derselben Weise wie bei der Rassenveredlung durch künstliche Auswahl von seiten des Züchters. Ausgehend von der Tatsache der „individuellen Variabilität“, d. h. der Erscheinung, dafs unter jeder Nachkommengeneration desselben Elternpaares nicht ein einziges Individuum dem anderen völlig gleicht, wenn auch unserer Beobachtung vielleicht die Unterschiede häufig sehr klein erscheinen, findet Darwin als notwendige Konsequenz des „Kampfes ums Dasein“ (struggle for life) eine Auslese, eine Selektion unter den verschiedenen Individuen jeder Generation nach dem Mafse ihrer Lebensfähigkeit. Bekanntlich werden von allen Organismen ausnahmslos mehr Nachkommen im Keime erzeugt, als im erwachsenen Zustande genügende Lebensbedingungen finden würden. Um ein drastisches Beispiel anzuführen, hat man berechnet, dafs, wenn von den mehreren Millionen Eiern, die ein Störweibchen ablegt, sich nur eine Million zu Weibchen entwickelte und in gleicher Weise fortpflanzte, bereits die dritte Generation auf der Erdoberfläche keinen Platz mehr finden würde, während die vierte Generation eine Portion Kaviar produzieren würde, die gröfser wäre als das Volumen der Erde! Allein, dieser wundervolle Zustand ist illusorisch, denn es kann eben nur eine ganz beschränkte Zahl von Individuen ihre Existenzbedingungen finden, alle anderen gehen zu Grunde. Aber es sind nicht beliebige Individuen, die zu Grunde gehen in diesem teils passiven, teils aktiven Kampf um die Existenzmittel, sondern fast ausschliefslich diejenigen, welche weniger lange den Kampf aushalten können, welche weniger für die gegebenen Verhältnisse „passen“. Die dagegen, welche am stärksten, am kräftigsten, am fähigsten sind, unter den betreffenden Bedingungen zu leben, werden die Konkurrenz überstehen und schliefslich allein am Leben bleiben. So findet also eine Auslese der für die gegebenen Lebensverhältnisse passendsten Individuen statt, und indem sich diese Auslese, ebenso wie bei der Züchtung, über viele und schliefslich unzählige Generationen fortsetzt, während die ausgelesenen Individuen ihre Eigentümlichkeiten durch Vererbung fortpflanzen, tritt eine allmähliche Anpassung der Individuen an die äufseren Verhältnisse ein, deren Folge oder Ausdruck die bis ins kleinste gehende Zweckmäfsigkeit der Organismen in Hinsicht auf die Bedingungen ist, unter denen sie leben. Bleiben die äufseren Verhältnisse eine Zeitlang unverändert, so wirkt auch die Anpassung in konservativem Sinne; ändern sich die Verhältnisse, sei es lokal und plötzlich, sei es allgemein und allmählich, wie bei der Entwicklung der ganzen Erdoberfläche, so findet auch durch selektive Anpassung im Kampf ums Dasein eine proportional laufende Abänderung der Formen statt. Die Probe auf die Richtigkeit dieser Theorie liegt in den Experimenten der Tierzüchter, die namentlich in England so weit

---

[1]) Charles Darwin: „On the origin of species by means of natural selection.“ London 1859.

sind, dafs sie durch künstliche Selektion nach bestimmten Gesichtspunkten gewisse neue Haustiervarietäten, vor allem Tauben, mit diesen oder jenen gewünschten Eigenschaften im Laufe einiger Jahre auf Bestellung liefern können. Hier vertritt die künstliche Selektion des Züchters die Rolle der natürlichen Selektion, die in der freien Natur der Kampf ums Dasein vollzieht.

* * *

Die Darwinsche Theorie gestattet es uns, ein übersichtliches und zusammenhängendes Bild von dem Zustandekommen des Formwechsels der lebendigen Substanz zu gewinnen, wie er sich vollzog von ihren einfachsten Formen, welche die Erdoberfläche belebten, an bis zu unserer jetzigen Organismenwelt. Die phylogenetische Entwicklung der Pflanzen und Tiere von den einzelligen Protisten an, einerseits durch die Kryptogamen und Monokotylen bis zu den höchstentwickelten Blütenpflanzen, anderseits durch die Cölenteraten und Würmer hindurch bis zu den hochentwickelten Arthropoden und Wirbeltieren, läfst sich auf natürliche Weise verstehen, wenn man die wenigen formbedingenden Momente in ihrer Wirkung erkannt hat.

Alle lebendige Substanz mufs, wie jeder Körper, irgend eine Form haben, die durch ihre Beziehungen zu den chemischen und physikalischen Verhältnissen der Umgebung bedingt ist. Blieben die Beziehungen zwischen Organismen und Aufsenwelt immer gleich, so würde in der phylogenetischen Reihe keine Veränderung der Organismenformen zu stande kommen, und da die lebendige Substanz die Eigenschaft der Fortpflanzung hat, so würden durch Vererbung die Nachkommen immer wieder den Vorfahren vollständig gleich sein. Da sich aber auf der Erdoberfläche wie auf jedem Weltkörper die Bedingungen fortwährend verändern, und da die Form der lebendigen Substanz, wie jedes Körpers, unter dem Einflufs seiner Umgebung steht, so mufs sie sich ebenfalls fortwährend durch Anpassung an die neuen Bedingungen verändern. So sind es die beiden sich entgegenwirkenden Momente der Vererbung und Anpassung, deren Resultate im Formwechsel der phylogenetischen Entwicklungsreihe zum Ausdruck kommt.

B. Die ontogenetische Entwicklungsreihe.

Der alte Mythos von den Verwandlungen des vielgestaltigen Proteus findet nirgends eine schönere Verwirklichung, als in der Entwicklungsgeschichte des Individuums. Wie die Organismenwelt als Ganzes im Laufe ungezählter Jahrtausende einen ununterbrochenen Formenwechsel durchgemacht hat, so durchläuft auch das einzelne Individuum, vor allem das vielzellige Tier, während seiner Entwicklung zum erwachsenen Organismus, in der kürzesten Zeit eine lange Reihe von überaus mannigfaltigen Formen, bis es endlich seinen Erzeugern gleich oder ähnlich geworden ist. Es gehört nicht zur Aufgabe der allgemeinen Physiologie, den „Entwicklungskreis“ der einzelnen Organismengruppen genauer zu verfolgen, da sich die Lehre von der individuellen oder ontogenetischen Entwicklungsgeschichte der Organismen durch ihr mächtiges Aufblühen seit Darwins und Haeckels grundlegenden Ideen zu einer selbständigen Wissenschaft, der Embryologie, entwickelt hat, von deren hoher Bedeutung für das Verständnis unserer jetzigen organischen Formenwelt die letzten Jahrzehnte ein

glänzendes Bild entworfen haben. Kein moderner Naturforscher oder Arzt, der sich nicht einem blinden Spezialistentum in die Arme wirft, kommt heute mehr ohne embryologische Kenntnisse aus. Allein, wenn auch die Beschäftigung mit den spezielleren Tatsachen der ontogenetischen Formentwicklung dem Embryologen als wohlerworbenes Recht zuerkannt werden mufs, so hat doch die Physiologie auf gewisse allgemeine und elementare Lebenserscheinungen einzugehen, die der Entwicklung des Individuums zu Grunde liegen. Das sind die Erscheinungen der Fortpflanzung.

Wir müssen die Fortpflanzungserscheinungen an der Zelle studieren, wie wir ja überhaupt immer mehr danach streben müssen, alle Lebenserscheinungen der zellularphysiologischen Methode zugänglich zu machen. Gerade auf dem Gebiete der Fortpflanzungserscheinungen aber hat sich gezeigt, wie erfolgreich die zellularphysiologische Behandlungsweise ist, denn die Morphologie, die das Gebiet der Fortpflanzungserscheinungen für sich zu erobern wufste, hat mit ihrer zellularen Methode allein das ganze Gebiet aufgehellt, so dafs wir über die sichtbaren Vorgänge dabei bis in die feinsten Einzelheiten orientiert sind.

1. Wachstum und Fortpflanzung.

Die Fortpflanzung läfst sich vom Wachstum nicht trennen, denn sie stellt gewissermafsen nur einen speziellen Fall des Wachstums im weitesten Sinne vor, so dafs schon die ältere Embryologie sich veranlafst gesehen hat, die Fortpflanzung als ein Wachstum über das Mafs des Individuums hinaus aufzufassen. In der Tat ist der allgemeine Vorgang, der das Wachstum ausmacht, eine Vermehrung der lebendigen Substanz, und das Wesen der Fortpflanzung liegt ebenfalls nur in der Vermehrung der lebendigen Substanz. Der Unterschied zwischen dem, was wir gewöhnlich im engeren Sinne als Wachstum bezeichnen, und der Erscheinung der Fortpflanzung liegt nur in dem Umstande, dafs im ersteren Falle die neugebildete lebendige Substanz im dauernden Konnex mit dem ursprünglichen Organismus bleibt und sein Volumen vergröfsern hilft, während im letzteren Falle sich ein Teil der Substanz von dem ursprünglichen Organismus trennt, sei es, dafs er sich, wie in den meisten Fällen, ganz loslöst, sei es, dafs er sich, wie bei der Vermehrung der Gewebezellen, nur durch eine Scheidewand absondert und an Ort und Stelle verharrt. Dementsprechend gibt es auch eine grofse Zahl von Übergängen zwischen dem Wachstum im engeren Sinne und der Fortpflanzung der Zelle. Beispiele dafür liefern besonders manche vielkernige Zellen, wie z. B. das im Froschdarm lebende Infusorium Opalina, das anfangs einkernig ist und, indem es wächst, durch fortgesetzte Teilung des Kerns vielkernig wird. Hier kommt es also nur zu einer Fortpflanzung der Kerne, während das dazu gehörige Protoplasma im Zusammenhange bleibt, so dafs schliefslich eine sehr grofse, aber vielkernige Zelle resultiert.

Jede Zelle zeigt, wenn nicht dauernd, doch wenigstens zu einer gewissen Zeit ihres Lebens Wachstumserscheinungen: die Masse ihrer lebendigen Substanz vermehrt sich. Das kann nur durch Stoffaufnahme von aufsen, also durch den Stoffwechsel, geschehen, und wir können den Begriff des Wachstums dahin präzisieren, dafs wir sagen, es wird mehr lebendige Substanz im Stoffwechsel ge-

bildet, als zerfällt. Nun ist aber die Gröfse jeder Zelle, wie wir sahen, eine beschränkte und überschreitet ein gewisses Mafs nicht. Vor allem hat die Gröfse jeder bestimmten Zellenform eine gerade für diese Zellenform gegebene Grenze, die wenig variiert. Nimmt daher die Masse der lebendigen Substanz der Zelle durch Wachstum noch weiter zu, so mufs das zu einem „Wachstum über das individuelle Mafs hinaus“ führen, die Zellmasse mufs sich teilen, d. h. sie pflanzt sich fort. Durch die Teilung vermehrt sich also die Zelle, und jedes der entstandenen Teilstücke, jede Tochterzelle ist nun entsprechend kleiner, so dafs sie wieder wachsen kann, bis sie die Grenze ihres individuellen Mafses von neuem erreicht hat. Bei der Fortpflanzung der Zelle durch Teilung müssen aber von beiden wesentlichen Zellbestandteilen, also vom Zellkern und Protoplasma, Teile auf die Tochterzellen übergehen, sonst würden diese keine vollständigen Zellen vorstellen und könnten daher nicht am Leben bleiben.

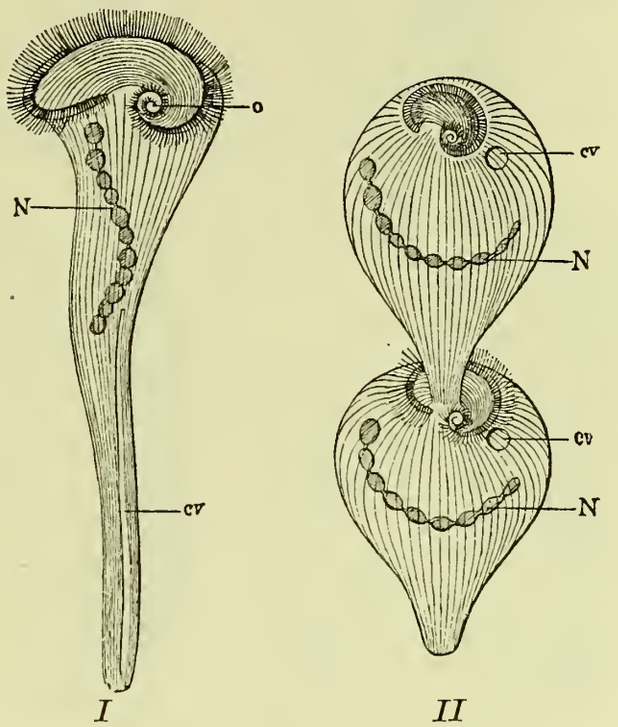
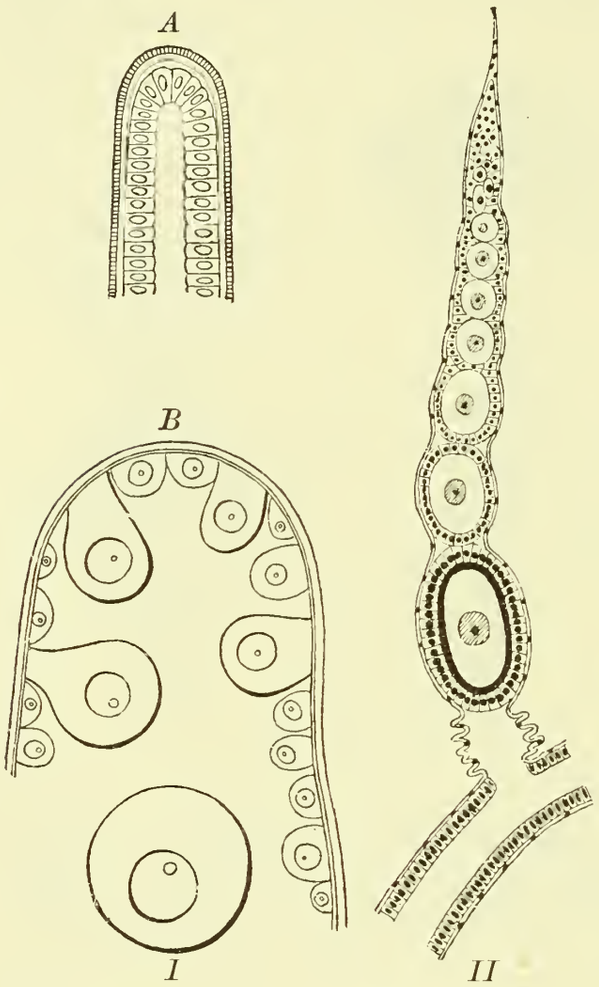


Fig. 71. Stentor polymorphus. *N* rosenkranzförmiger Kern, *o* Mundöffnung, *cv* kontraktile Vakuole. *I* Junges Individuum ausgestreckt, *II* älteres Individuum in Teilung begriffen, kontrahiert. Nach Stein.

Wir werden erst in einem anderen Kapitel dazu kommen, die tieferliegenden Ursachen für das Wachstum und für die Begrenzung der Gröfse der Zellen aufzusuchen, wenn wir auf die mechanische Erklärung der Lebenserscheinungen eingehen. Hier an dieser Stelle kommt es nur darauf an, einen Überblick über die Lebenserscheinungen zu gewinnen. Lassen wir uns aber vorläufig blofs an der Tatsache genügen, dafs die Fortpflanzung nur ein weiteres Wachstum ist, während die Gröfse der Zelle begrenzt ist, so folgt daraus, dafs alle Fortpflanzung auf einer Teilung der lebendigen Substanz der Zelle beruht. Die verschiedensten Formen der Fortpflanzung sind nichts anderes als eine Zellteilung, und Virchow hat daher den alten Harveyschen Satz: „omne vivum ex ovo“ mit Recht erweitert in den Satz, der die Grundlage aller modernen Vorstellungen über die Fortpflanzung der Organismen bildet: „omnis cellula e cellula“.

Bei den einzelligen Organismen liegt das ohne weiteres auf der Hand. Sie pflanzen sich einfach durch Teilung ihres Zellleibes fort, indem jede Teilzelle schon während der Teilung wieder die Gestalt und Form der Mutterzelle annimmt und, wenn es sich, wie bei den Infusorien, um Zellen mit verschiedenartigen Anhängen und Organoïden handelt, nach der Teilung des Körpers die fehlenden Elemente wieder regeneriert (Fig. 71). Bei den vielzelligen

Organismen, den Tieren und Pflanzen, dagegen sind besondere Fortpflanzungsorgane entwickelt, deren Zellen sich abschnüren und als Eier durch fortgesetzte Zellteilung wieder zu einem gleichartigen Organismus entwickeln. Bei den Organismen mit getrennten Geschlechtern sind die Geschlechtszellen der Fortpflanzungsorgane bei männlichen und weiblichen Individuen verschieden. Die männlichen Geschlechtszellen sind die Samenzellen oder Spermatozoen, die weiblichen die Eier. Zur Erzeugung eines neuen Individuums mufs eine Vereinigung beider Geschlechtszellen, eine „Befruchtung", stattfinden, abgesehen von gewissen Fällen, wo eine „Parthenogenese"



II Eiröhre eines Insektenovariums. In der Röhre liegen Eier von den verschiedensten Bildungsstufen. Nach Hatschek.

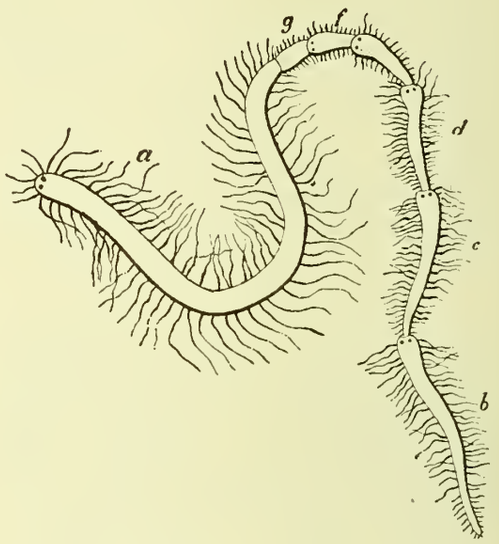


Fig 73. Myrianida, ein Wurm in Teilung begriffen. Die einzelnen Individuen hängen noch als Glieder einer Kette zusammen. *a* Das ursprüngliche Tier, *b*, *c*, *d*, *e*, *f*, *g* die Teilglieder vom ältesten (*b*) bis zum jüngsten (*g*). Nach Milne-Edwards.

Fig. 72. *I* Eibildung eines Seeigels. *A* Stück eines jungen Eierstocks mit innerem Keimepithel, *B* Stück eines älteren Eierstocks, in dem sich die Zellen des Keimepithels zu Eiern entwickeln, welche sich abschnüren. Nach Ludwig.

besteht, d. h. wo sich aus unbefruchteten Eiern lebensfähige Individuen entwickeln können, wie bei manchen Krebsen und Insekten etc. Schliefslich aber gibt es bei niederen vielzelligen Tieren neben der geschlechtlichen Fortpflanzung noch eine Art der ungeschlechtlichen Vermehrung, nämlich durch Teilung und Knospenbildung. In beiden Fällen werden ganze Komplexe von Zellen abgetrennt. Bei der Teilung zerschnürt sich z. B. bei gewissen Würmern (Fig. 73) der ganze Körper, nachdem er durch Zellteilung eine bestimmte Gröfse erreicht hat, in zwei oder mehrere Teile, die sich wieder zu vollständigen Individuen regenerieren. Bei der Knospung z. B. vieler Cölenteraten (Fig. 74) bildet sich an einer Stelle des Körpers durch schnelle Zellvermehrung eine Knospe, die aus den wesentlichen

Schichten des Körpers Zellelemente enthält und sich ebenfalls abschnürt, um sich zu einem neuen Individuum zu regenerieren.

In allen Fällen also geschieht die Fortpflanzung, mag sie eine ungeschlechtliche oder eine geschlechtliche sein, immer nur durch Zellteilung, die auf Wachstum beruht. Verfolgen wir daher die einzelnen Arten der Zellteilung noch etwas genauer und gehen wir auf die merkwürdigen Erscheinungen ein, welche sich dabei an der Zelle abspielen.

Fig. 74. Knospenbildung eines Polyen. Nach Claus.

2. Die Formen der Zellteilung.

Damit aus der Zellteilung lebensfähige Tochterzellen hervorgehen, muſs sich, wie bereits bemerkt, Kern und Protoplasma teilen. Während aber die Teilung des Protoplasmas sehr einfach verläuft, indem sich der Zellkörper nur durch eine Furche tiefer und tiefer einschnürt, bis das Protoplasma in zwei Hälften zertrennt ist, ist die Teilung des Kerns nur in wenigen Fällen so einfach; in den meisten Fällen treten auſserordentlich komplizierte Veränderungen am Kern auf, die aber merkwürdigerweise bei den meisten Zellen, sowohl bei tierischen wie bei pflanzlichen Zellen, im wesentlichen übereinstimmend verlaufen. Über die feineren Erscheinungen bei der Zellteilung ist in den letzten drei Jahrzehnten eine kaum noch übersehbare Literatur entstanden, da man, durch das höchst eigentümliche Verhalten des Kerns bei der Zellteilung verführt, irrtümlich zu der Ansicht gelangt war, der Kern sei der allein wesentliche Zellbestandteil, den man nun gerade in seinem „aktiven“ Zustande möglichst eingehend studieren müsse. Die grundlegenden Arbeiten über die Erscheinungen der Zellteilung lieferten die bewunderungswürdigen Untersuchungen von Bütschli[1]), Flemming[2]), Strasburger[3]), Hertwig[4]), van Beneden[5]), Boveri[6]) und anderen, welche die geeignetsten Objekte für diese Zwecke in den Zellen junger Salamanderlarven, in den Pollenzellen der Lilien, in den durchsichtigen Eiern des Pferdespulwurms und der Seeigel fanden.

a. Die direkte Zellteilung.

Die einfachste Form der Zellteilung ist die „direkte oder amitotische Zellteilung“, die aber nur sehr wenig verbreitet ist und auſser bei einigen einzelligen Organismen und Leukocyten nur noch an sehr wenigen anderen Zellformen angetroffen worden ist. Als Typus kann uns die Teilung der Amöben dienen (Fig. 75). Während die Amöbe kriecht, nimmt allmählich der ursprünglich runde Kern eine

---

[1]) Bütschli: „Studien über die ersten Entwicklungsvorgänge der Eizelle, Zellteilung und Konjugation der Infusorien.“ In Abhandl. der Senckenbergischen naturforschenden Gesellsch. Jahrg. 1876.

[2]) W. Flemming: „Zellsubstanz, Kern und Zellteilung.“ Leipzig 1882.

[3]) E. Strasburger: „Zellbildung und Zellteilung.“ 1880. — Derselbe: „Historische Beiträge.“ Heft I: „Über Kern- und Zellbildung im Pflanzenreich.“ Jena 1888.

[4]) O. Hertwig: „Beiträge zur Kenntnis der Bildung, Befruchtung und Teilung des tierischen Eies.“ In Morphol. Jahrb. Bd. I, III u. IV, 1875, 1877, 1878. — Derselbe: „Die Zelle und die Gewebe.“ Jena 1892.

[5]) van Beneden: „Recherches sur la maturation de l'œuf, la fécondation et la division mitosique chez l'ascaride mégalocéphale.“ Leipzig 1887.

[6]) Boveri: „Zellenstudien.“ In Jen. Zeitschr. f. Naturw. u. Med. 1887, 1888, 1890.

längliche Form an, wird dann biskuitförmig, schnürt sich in der Mitte durch, indem die immer schmaler werdende Verbindungsbrücke zerreifst, und bildet so zwei neue Kerne, die alsbald wieder rundliche Form annehmen. Erst jetzt beginnt die Teilung des Protoplasmakörpers, indem sich die Amöbe in ähnlicher Weise semmelförmig zwischen beiden Kernen einschnürt und nach beiden Seiten auseinander kriecht, bis nur noch ein dünner Protoplasmafaden beide Hälften verbindet. Auch dieser zerreifst schliefslich, so dafs nun zwei neue Amöben mit je einem Kern aus der Teilung hervorgegangen sind. Freilich erfordert der Vorgang längere Zeit, meist mehrere Stunden,

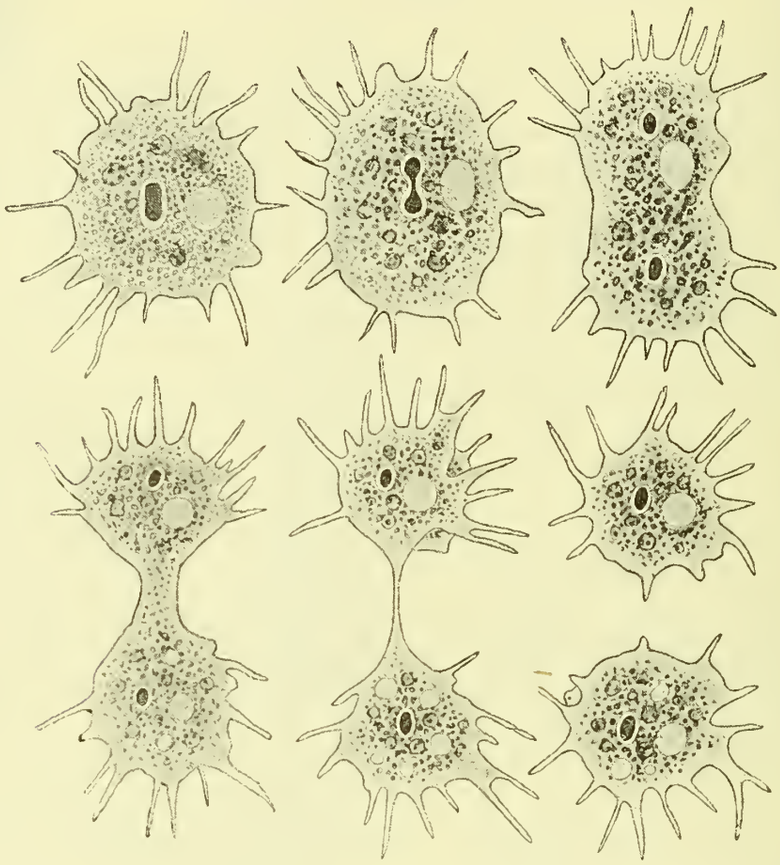


Fig. 75. Amoeba polypodia in sechs aufeinanderfolgenden Stadien der Teilung. Der dunkle, hellumrandete Körper im Innern ist der Zellkern, der blasse Körper die kontraktile Vakuole. Nach F. E. Schulze.

und geht durchaus nicht immer ganz glatt vor sich, sondern das Protoplasma fliefst öfter wieder zu einem Klumpen zusammen, nachdem schon eine beträchtliche Einschnürung zu stande gekommen war, fliefst dann aber wieder auseinander, bis schliefslich einmal die Verbindungsbrücke durchreifst.

b. Die indirekte Zellteilung.

Bei weitem die gröfste Mehrzahl aller tierischen und pflanzlichen Zellen dagegen befolgt den Modus der sogenannten „indirekten oder mitotischen Zellteilung“, wobei das Protoplasma sich zwar ebenfalls einfach durchschnürt, der Kern dagegen sehr auffällige und typische Veränderungen von grofser Regelmäfsigkeit erleidet. Es sind von den einzelnen Autoren verschiedene Stadien unterschieden, die mit verschiedenen Namen bezeichnet worden sind. Ganz allgemein können wir zwei Phasen in der Kernteilung erkennen, eine progressive, in

welcher die Veränderungen ihren Höhepunkt erreichen, und eine regressive, in der die Veränderungen an den beiden aus der Teilung hervorgegangenen Kernhälften sich wieder zurückbilden bis zum „Ruhestadium“ des Kerns, mit dem man den Zustand bezeichnet, in dem der Kern keine Teilungserscheinungen zeigt. Allein besser als alle Einteilungen und Beschreibungen führt uns die Abbildung die wichtigsten Erscheinungen der Kernteilung vor Augen (Fig. 76).

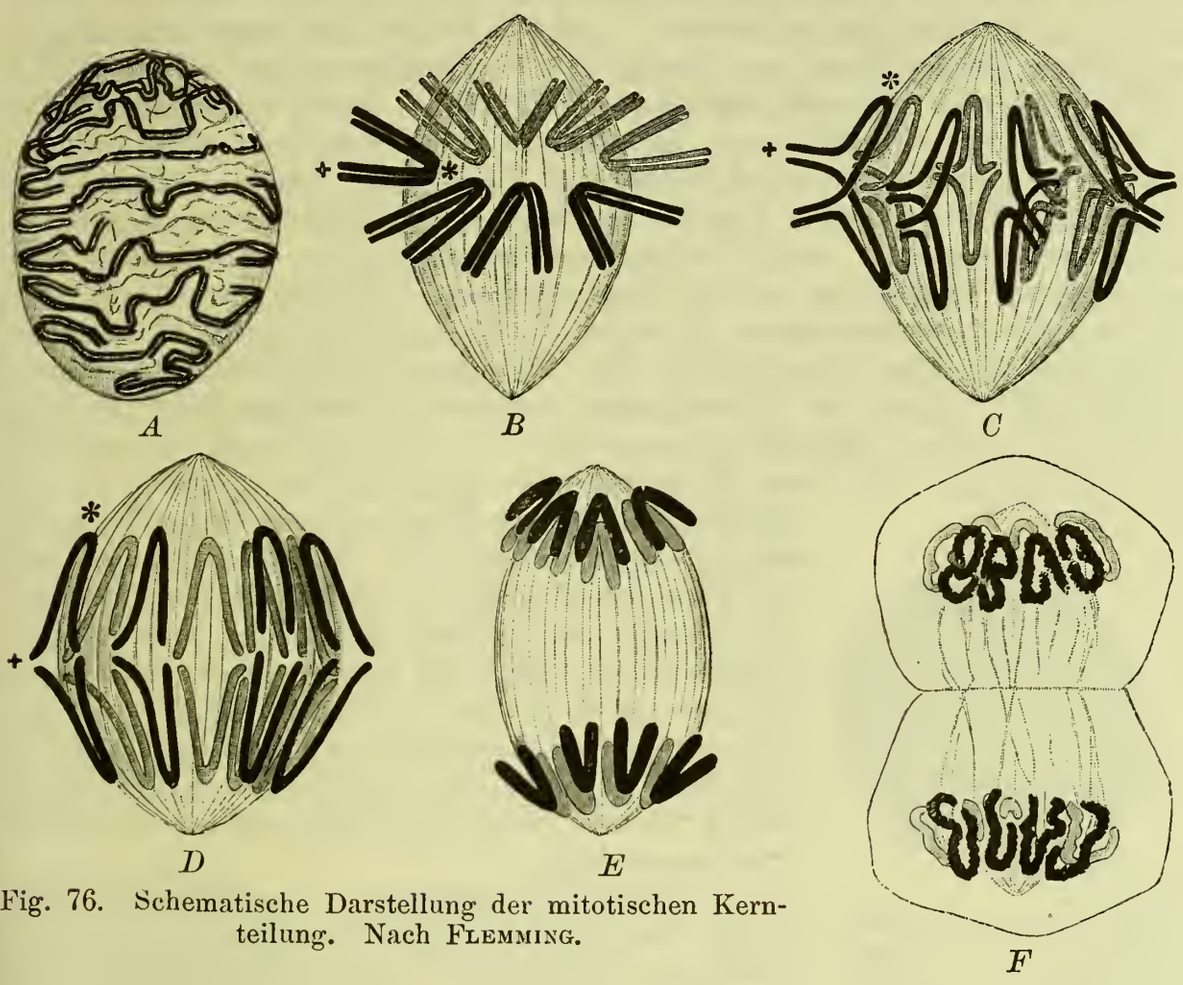


Fig. 76. Schematische Darstellung der mitotischen Kernteilung. Nach Flemming.

Gehen wir von dem „ruhenden Kern“ aus, der sich eben zur Teilung anschickt, so sehen wir, dafs die chromatische Substanz, die, wie wir wissen, aus Nukleïnen besteht, sich zu Fäden anordnet, die lose knäuelartig aufgerollt erscheinen (Fig. 76 *A*). Die Fäden, die dieser Form der Kernteilung den Namen der mitotischen Teilung gegeben haben, und die sämtlich ungefähr gleiche Länge haben, spalten sich alle ihrer Länge nach, so dafs aus jedem Faden ein Doppelfaden wird. Gleichzeitig löst sich die Kernmembran auf, und an zwei gegenüberliegenden Polen der Kernmasse werden jetzt die von ihrer Protoplasmastrahlung umgebenen Zentrosomen oder Zentralkörperchen bemerkbar (pag. 75), die beide untereinander durch eine spindelförmige Fadenfigur verbunden sind, welche aus der mit dem Protoplasma vermischten achromatischen Substanz stammt. Die Doppelfäden gruppieren sich dabei zu geknickten Streifen im Äquator der achromatischen Kernspindel, und zwar so, dafs ihre Winkel nach dem Mittelpunkt hin gerichtet sind (Fig. 76 *B*). Alsbald ziehen die von den Zentrosomen ausstrahlenden Spindelfasern die Doppelfäden durch eigene Kontraktion auseinander, und zwar so, dafs die eine Hälfte jedes Doppelfadens

nach dem einen, die andere nach dem anderen Pol hingezogen wird (Fig. 76 *C*). So weichen die beiden Fasergruppen auseinander und entfernen sich vom Äquator der Spindelfigur (Fig. 76 *D*). Damit ist die progressive Phase der Kernteilung vorüber, und es beginnt die regressive. Die beiden Gruppen der Chromatinfäden rücken weiter und weiter nach beiden Polen hin auseinander, so dafs der ganze äquatoriale Teil der Spindelfigur frei wird (Fig. 76 *E*). Alsbald beginnen auch die Spindelfasern zwischen den beiden Chromatinfädengruppen undeutlicher zu werden, und die Fasern krümmen sich wieder zu einer Knäuelform an jedem Pole durcheinander (Fig. 76 *F*). Währenddessen hat sich der ganze Zellkörper durch eine Ringfurche, deren Ebene senkrecht zur Achse der beiden Kernpole steht, eingeschnürt. Die Furche wird tiefer und tiefer und scheidet schliefslich die ganze Zelle in zwei gleiche Hälften, deren jede einen Kern besitzt, welcher sich nun, indem die Spindelfasern vollständig verschwinden, mit einer neuen Kernmembran umgibt und so in sein Ruhestadium zurückkehrt. So sind durch die Teilung der Mutterzelle zwei Tochterzellen entstanden, die ihrerseits wieder weiterwachsen (Fig. 76 *F*). Auch im Protoplasma aber hat sich während der Teilung eine Veränderung bemerkbar gemacht. Von den Zentrosomen nämlich ist gleichzeitig mit dem Entstehen der Spindelfigur, deren Pole sie bildeten, auch eine Strahlenfigur im Protoplasma ausgegangen, indem sich das Protoplasma wie die Strahlen der Sonne um die Zentrosomen als Mittelpunkt an beiden Polen der Spindelfigur anordnete, so dafs die Zentrosomen nun wirklich wie zwei Sonnen von einem ringsherum geschlossenen Strahlenkranze umgeben sind (Fig. 77). Mit dem Undeutlicherwerden der Kernspindelfasern verschwindet dann auch wieder die Protoplasmastrahlung.

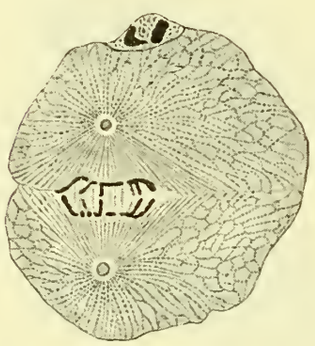


Fig. 77. Zentrosomen mit Protoplasmastrahlung bei der Teilung der Eizelle. Nach Boveri.

Während im allgemeinen sowohl die mitotische wie die amitotische Kernteilung je an ganz bestimmte Zellformen geknüpft erscheint, in der Weise, dafs die eine Zellart nur mitotisch, die andere nur amitotisch sich teilt, sind in neuester Zeit Fälle festgestellt worden, in denen ein und dieselbe Zellart das eine Mal mitotisch, das andere Mal amitotisch sich fortpflanzt, je nach den äufseren Bedingungen, unter denen sie sich teilt. So hat Pfeffer[1]) vor kurzem gefunden, dafs die Zellen der Fadenalge Spirogyra, die sich sonst stets mitotisch teilen, wenn man sie in Wasser mit ca. 1—0,5-proz. Äther züchtet, was durchaus unschädlich ist, sich nunmehr rein amitotisch fortpflanzen. Dabei bleiben die sämtlichen übrigen Lebenserscheinungen vollkommen unverändert. Die Ansicht von E. H. Ziegler und vom Rath, dafs die amitotische Teilungsart eine Degenerationserscheinung sei, erscheint damit hinfällig, um so mehr, als Gerassimoff auch unter natürlichen Lebensverhältnissen bei Spirogyra amitotische Zellteilungen beobachten konnte, ohne dafs irgend welche Störungen im Leben der Algen bemerkbar gewesen wären.

[1]) W. Pfeffer: „Über die Erzeugung und die physiologische Bedeutung der Amitose.“ In Sitzungsber. d. Königl. Sächs. Ges. d. Wiss. zu Leipzig, mathem.-phys. Klasse 1899.

Bei den einzelligen Organismen verläuft der Modus der Kernvermehrung nicht immer genau nach dem gewöhnlichen Schema der mitotischen oder amitotischen Kernteilung. Es finden sich hier, wie namentlich durch die sorgfältigen Untersuchungen von Schaudinn [1]) nachgewiesen wurde, eine ganze Reihe von verschiedenartigen und gänzlich abweichenden Kernteilungsmodis, die im einzelnen nicht näher besprochen werden können, die aber deutlich zeigen, dafs in jener primitiven Gruppe von Organismen, aus der sich erst die Metazoën später entwickelt haben, die Kernteilungsverhältnisse noch nicht so einseitig konsolidiert sind wie bei den Ei- und Gewebezellen der Metazoën. Denn bei den verschiedenartigsten Ei- und Gewebezellformen der Metazoën ist der Modus der mitotischen Kernteilung selbst bis in die feinsten Einzelheiten fast ausnahmslos der gleiche. Dagegen verläuft die Teilung des Zellganzen nicht immer in völlig übereinstimmender Weise. Besonders kommen bei der Teilung von Eizellen, die viel Nährmaterial (Dotter) enthalten, in verschiedenen Fällen einige Abweichungen vom Typus vor. Mit O. Hertwig [2]) können wir übersichtlich die sämtlichen Formen der Zellteilung, die überhaupt bekannt sind, in vier Typen unterbringen:

I. Die totale Teilung.
   a. Die äquale Teilung.
   b. Die inäquale Teilung.
   c. Die Knospung.
II. Die partielle Teilung.
III. Die Vielzellbildung.
IV. Die Reduktionsteilung.

Bei der totalen Teilung wird das Protoplasma der Tochterzellen durch eine Scheidewand vollständig voneinander geschieden,

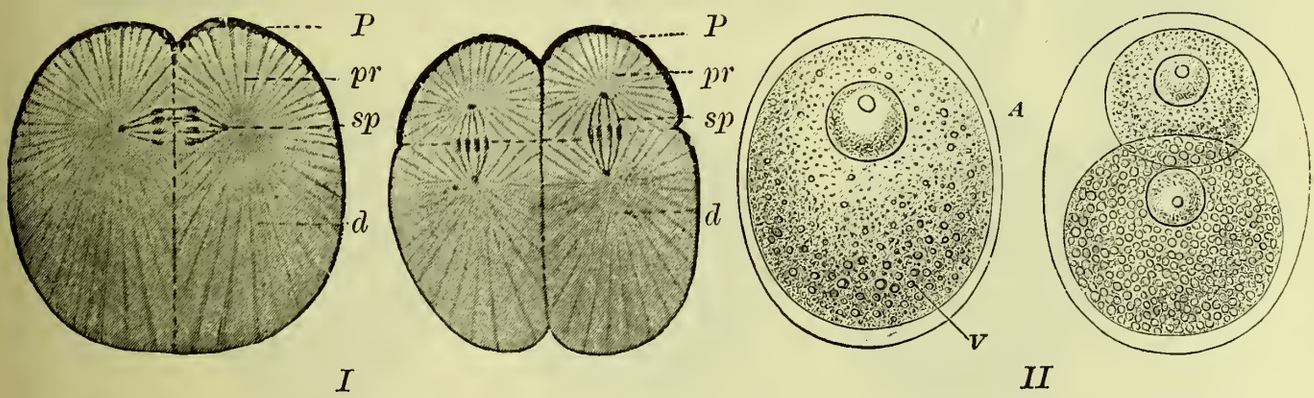


Fig. 78. *I* Teilung des Froscheies. *P* Pigmentierte Oberfläche des Eies, *pr* protoplasmatischer Pol, *d* dotterreicher Eipol, *sp* Kernspindel. Nach Hertwig. *II* Inäquale Teilung des Eies eines Wurmes (Fabricia). *A* protoplasmatischer, *V* dotterreicher Pol. Nach Haeckel.

so dafs immer vollkommene Zellen aus der Teilung hervorgehen. Aber auch dabei machen sich noch gewisse Unterschiede bemerkbar.

[1]) Schaudinn: „Über die Teilung von Amoeba binucleata Gruber.“ In Sitzungsber. d. Ges. Naturf. Freunde zu Berlin 1895. — Derselbe: „Über den Zeugungskreis von Paramoeba eilhardi n. g. n. sp.“ In Sitzungsber. d. K. Pr. Akad. d. Wissensch. zu Berlin, phys.-mathem. Klasse 1896. — Derselbe: „Untersuchungen über den Generationswechsel bei Coccidien.“ In Zool. Jahrbücher, Bd. 13, 1900.

[2]) O. Hertwig: „Die Zelle und die Gewebe.“ Bd. I, Jena 1892.

In einem Falle, bei der äqualen Teilung, sind die Tochterzellen einander völlig gleich, wie in dem oben geschilderten Typus (Fig. 76 *F*). Im anderen Fall, bei der inäqualen Teilung (Fig. 78), sind die beiden Tochterzellen sowohl ungleich grofs als auch nach ihrem Inhalt verschieden, insofern die gröfsere Tochterzelle die Hauptmasse des passiven Dotters enthält, während die kleinere vorwiegend aus aktivem

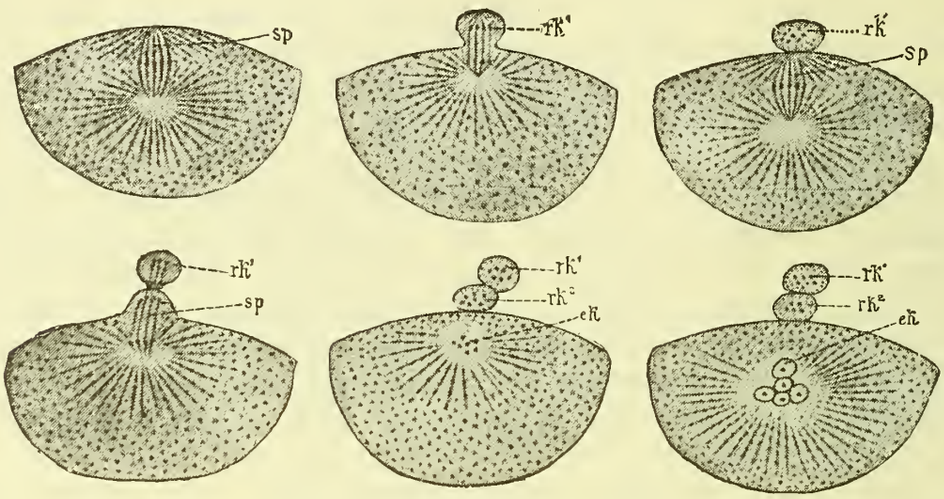


Fig. 79. Bildung der Polzellen bei einem Seestern. *sp* Kernspindel, rk^1 erstes Richtungskörperchen, rk^2 zweites Richtungskörperchen, *ek* Eikern.

Protoplasma besteht. Dadurch sind bereits Unterschiede gegeben, die für die weiteren Teilungen ins Gewicht fallen, so dafs die Verschiedenheiten immer gröfser werden. Im dritten Fall, bei der Knospung schliefslich, löst sich bei der Teilung nur ein ganz kleines Klümpchen von der Eizelle los, wie das vor allem bei der Bildung der sogenannten „Polzellen“ oder „Richtungskörperchen“ während der Reifung des Eies stattfindet, wo dieser Prozefs zweimal hintereinander erfolgt (Fig. 79).

Fig. 80. Discoïdale Furchung des Cephalopoden-Eies. Nach Watase.

Bei der partiellen Teilung schnürt die Teilungsfurche, welche die beiden Tochterhälften scheidet, nicht die ganze Zelle durch, sondern nur einen Teil, so dafs die Tochterhälften auch bei den folgenden Teilungen noch durch eine gemeinschaftliche Protoplasmamasse an ihrer unteren Seite verbunden bleiben (Fig. 80). Diese Form wird als „discoïdale Eifurchung“ bezeichnet.

Bei der Vielzellbildung tritt zunächst überhaupt keine Teilung des Protoplasmas ein, sondern nur die Kerne vermehren sich in der

Eizelle, wandern aber später an die Oberfläche und umgeben sich dann hier je mit einer gesonderten Protoplasmahülle, so dafs nun eine indifferente Dottermasse an ihrer ganzen Oberfläche, umgeben von einer einschichtigen Lage gesonderter Zellen, entsteht (Fig. 81 und 82), eine Erscheinung, die als „superficielle Eifurchung“ bezeichnet worden ist.

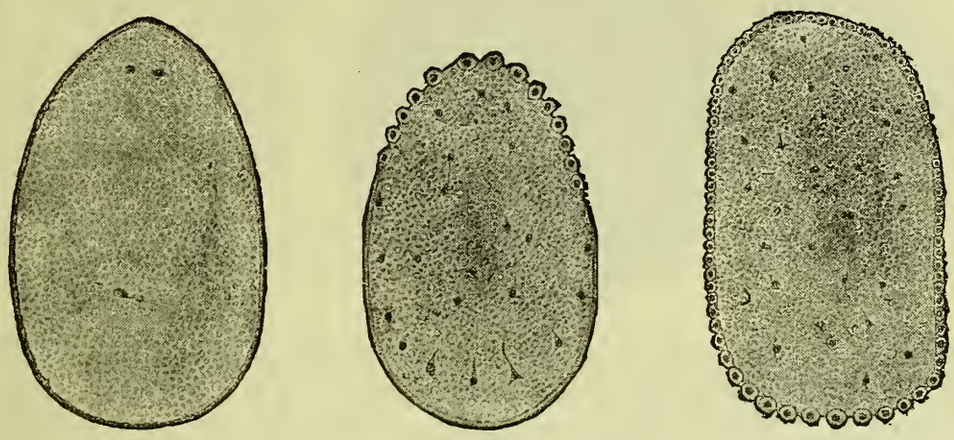


Fig. 81. Superficielle Furchung eines Insekteneies in drei aufeinander folgenden Stadien. Nach Bobretzky.

Als eine besondere Art der Vielzellbildung können wir die „Sporenbildung“ auffassen, die besonders im Protistenreich verbreitet ist. Das Charakteristische dieser Form der Zellvermehrung liegt darin, dafs der Kern in eine sehr grofse Zahl winziger Körnchen zerfällt. Jeder dieser kleinen Kerne umgibt sich mit einer gewissen Menge von Protoplasma, so dafs winzige Zellterritorien entstehen, die als Amöben oder Geifselzellen frei werden, während der übrige Protoplasma- oder Restkörper zu Grunde geht. Die frei gewordene „Schwärmspore“ repräsentiert eine sehr kleine Zelle mit einem Kern und entwickelt sich langsam wieder zu der Form der Protistenzelle, von der sie abstammt.

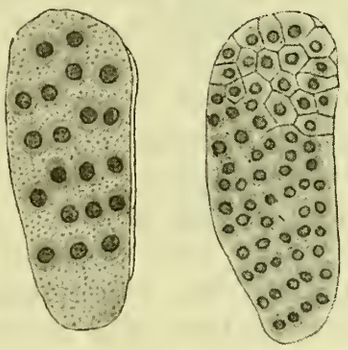


Fig. 82. Vielzellbildung bei der Furchung eines Insekteneies in zwei aufeinanderfolgenden Stadien. Nach Balbiani.

Bei der Reduktionsteilung endlich, wie Weismann gewisse Vorgänge bezeichnet hat, die zur Bildung der Eizellen und Spermazellen im Eierstock und im Hoden führen, zeigt sich eine kleine Abweichung im Verhalten der Chromatinfäden des Kerns bei der Teilung. Die Sperma- oder Samenzellen entstehen durch mehrfache Teilung anderer Zellen, der „Samenmutterzellen“. Die erste Teilung der Samenmutterzelle verläuft noch nach dem oben geschilderten Typus. Ehe aber die Kerne wieder in das Ruhestadium übergetreten sind, erfolgt gleich eine zweite Teilung, indem sich jedes Zentrosom in zwei Hälften teilt, die auseinanderrücken und die eben erst aus der ersten Teilung hervorgegangenen Chromatinfäden nach beiden Seiten hin zu sich heranziehen, ohne dafs diese sich erst vorher durch Längsteilung wie bei der normalen Teilung spalten können. So wandert die Hälfte der Chromatinschleifen nach dem einen, die Hälfte nach dem anderen Pol hinüber, so dafs bei dieser zweiten Teilung jeder

Kern nur halb so viel Chromatinfäden mitbekommt wie bei einer normalen Teilung (Fig. 83).

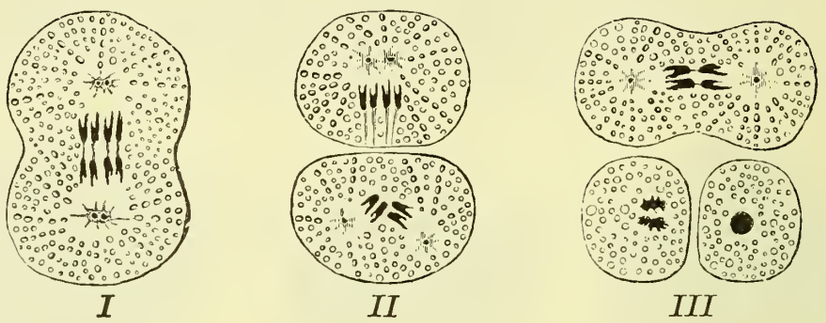


Fig. 83. Reduktionsteilung bei der Entstehung der Samenzellen aus einer Samenmutterzelle des Pferdespulwurms. Nach O. Hertwig.

Damit sind die verschiedenen Formen der Zellteilung, welche uns bis jetzt bekannt geworden sind, erschöpft. Was allen gemeinsam ist, das ist die Übertragung von Kernsubstanz und Protoplasma auf die Tochterzellen.

3. Die Befruchtung.

Der Akt der Befruchtung ist mit dem tiefen Mysterium, das der Menschheit heiligste Motive umgibt, innig verknüpft. In der Tat — der Naturforscher darf das aussprechen —, der allmächtigsten Faktoren einer, die das ganze organische Leben beherrschen, die geschlechtliche Liebe in ihrer natürlichen Form, zielt, ohne dafs wir uns dessen bewufst sind, auf den mikroskopischen Akt der Befruchtung der weiblichen Eizelle durch die männliche Samenzelle hin. Es könnte wunderbar erscheinen, dafs so gewaltige Motive, wie sie die Triebfedern der Geschlechtssphäre im Menschenleben vorstellen, darin gipfeln, einen winzigen Vorgang herbeizuführen, der nicht einmal mit bloſsen Augen wahrzunehmen ist; allein, wenn man berücksichtigt, was auf der anderen Seite aus diesem mikroskopischen Akt der Vereinigung von Ei- und Samenzelle resultiert, was für eine unendlich lange Kette von komplizierten Prozessen und Veränderungen bei der Entwicklung des neuen Organismus aus dem Ei durch die Befruchtung veranlafst wird, was schliefslich das Endergebnis dieser langen Reihe von Entwicklungsprozessen ist, das hochkomplizierte Tier, der Mensch, mit dem unermefslichen Reichtum seines Lebensinhalts, dann verliert diese Tatsache ihr Wunderbares, und wir gelangen vielmehr dazu, dem winzigen Akt der Befruchtung eine aufserordentliche Bedeutung beizulegen, die er in potentia enthält. Kein Wunder daher, wenn schon seit alten Zeiten Ärzte und Naturforscher den Vorgang der geschlechtlichen Zeugung, der das äufserliche Beiwerk des Befruchtungsvorgangs vorstellt, auf den er hinzielt, vielfach zum Gegenstand tiefen Nachforschens gemacht haben. Indessen, erst nachdem Leeuwenhoek das Mikroskop konstruiert hatte, entdeckte sein Schüler Ludwig van Hammen die Samenzellen, die wegen ihrer lebhaften Eigenbewegungen als „Samentierchen“ oder „Spermatozoën“ bezeichnet wurden, und erst die ungeahnte Vervollkommnung der Mikroskope in unserer Zeit machte die glänzenden Arbeiten von Bütschli, Hertwig, van Beneden, Boveri und anderen möglich, die uns bis über die

feinsten Einzelheiten der Befruchtungserscheinungen Aufschluſs gegeben haben.

Beim Menschen und den höheren Tieren ist der Vorgang der Befruchtung nicht zu beobachten, weil er sich im Innern des weiblichen Körpers verbirgt und weil die Möglichkeit, die Eizellen auſserhalb des Körpers am Leben zu erhalten, um sie mit Sperma zu befruchten, nicht gegeben ist. Das letztere gelingt aber bei gewissen niederen Tieren, und so hat man an Eiern, die besonders groſs und durchsichtig sind, wie die der Seeigel und des Pferdespulwurmes, den ganzen Verlauf der interessanten Befruchtungserscheinungen in lückenloser Folge genau studieren können.

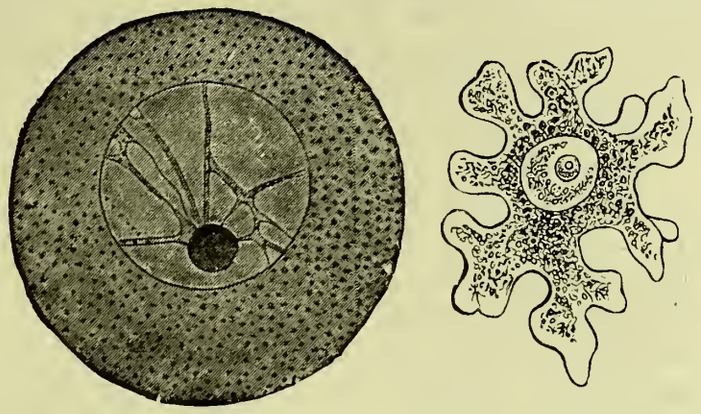


Fig. 84. Eizellen. *I* Runde Eizelle eines Seeigels. Nach Hertwig. *II* Amöboïde Eizelle eines Kalkschwammes. Nach Haeckel.

Wie wir bereits sahen, sind die männlichen und weiblichen Geschlechtszellen überaus verschieden differenziert. Während die Eier fast immer groſse runde oder amöboïde Zellen vorstellen, mit einem

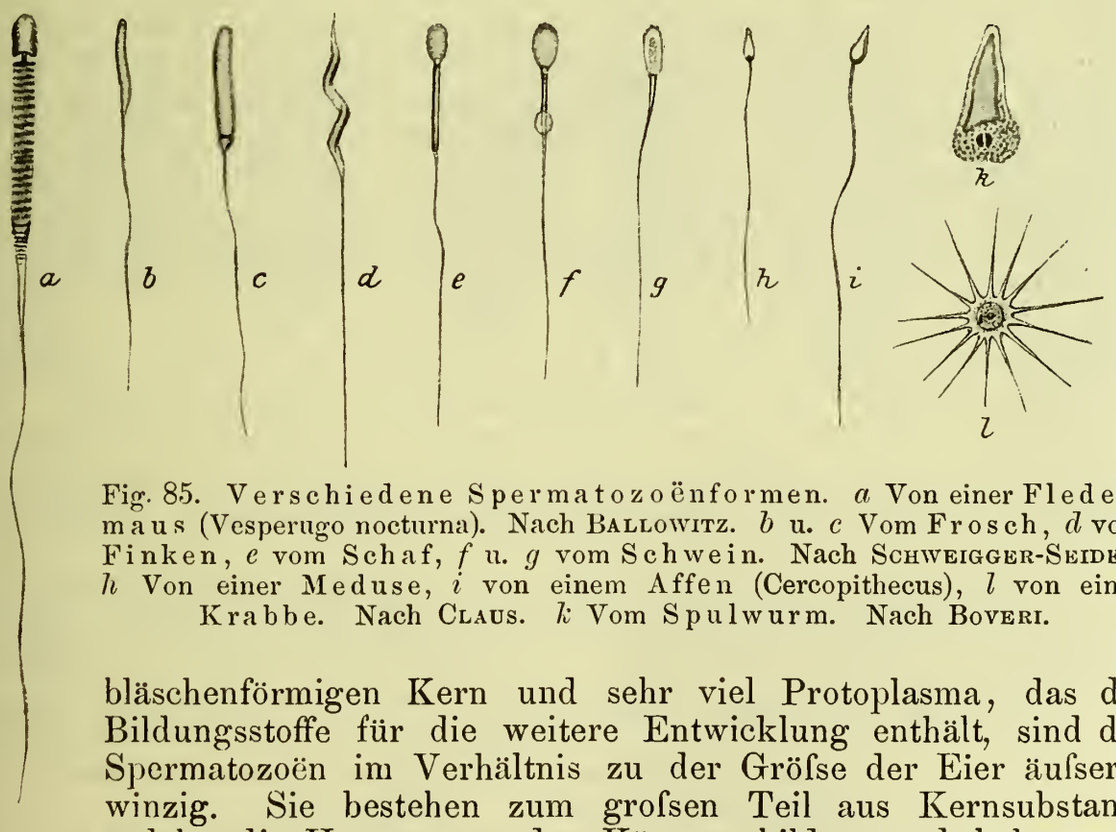


Fig. 85. Verschiedene Spermatozoënformen. *a* Von einer Fledermaus (Vesperugo nocturna). Nach Ballowitz. *b* u. *c* Vom Frosch, *d* vom Finken, *e* vom Schaf, *f* u. *g* vom Schwein. Nach Schweigger-Seidel. *h* Von einer Meduse, *i* von einem Affen (Cercopithecus), *l* von einer Krabbe. Nach Claus. *k* Vom Spulwurm. Nach Boveri.

bläschenförmigen Kern und sehr viel Protoplasma, das die Bildungsstoffe für die weitere Entwicklung enthält, sind die Spermatozoën im Verhältnis zu der Gröſse der Eier äuſserst winzig. Sie bestehen zum groſsen Teil aus Kernsubstanz, welche die Hauptmasse des Körpers bildet, und haben nur eine dünne Protoplasmahülle, die sich in den meisten Fällen in eine bewegliche Geiſsel fortsetzt, welche als „Schwanz“, vom übrigen Körper, dem „Kopf“, unterschieden wird und zur Bewegung des Spermatozoons beim Aufsuchen des Eies dient. Die feinere Struktur der Spermazellen ist, wie die eingehenden Untersuchungen von

Ballowitz[1]) in neuerer Zeit gezeigt haben, sehr kompliziert, und bei den verschiedenen Tierformen finden sich die mannigfaltigsten Differenzierungen. Die vorstehenden Abbildungen mögen einige Beispiele dafür liefern (Fig. 85). Immer aber sind die Spermatozoën ebenso wie die Eier vollständige Zellen und enthalten beide wesentlichen Zellbestandteile: Protoplasma und Kern, eine Tatsache, auf die besonderer Nachdruck zu legen ist.

Ehe die Befruchtung eintritt, in einigen Fällen auch noch während des Beginns der Befruchtung, erfolgt der Reifungsprozefs des Eies, der darin besteht, dafs durch zwei hintereinander verlaufende Kernteilungen zwei Knospen, die „Polzellen“ oder „Richtungskörperchen“, gebildet und abgestofsen werden (Fig. 79 pag. 212). Die Befruchtung besteht also in der Verschmelzung einer reifen Eizelle mit einer Samenzelle, wobei die letztere die Eizelle aufsucht, durch eigene Lokomotionen, die wir später bei Betrachtung der Bewegungserscheinungen kennen lernen werden.

Der Prozefs der Vereinigung zweier Zellen ist eine Erscheinung, die sich nicht blofs bei der geschlechtlichen Fortpflanzung findet, sondern sich bis tief in das Reich der einzelligen Organismen hinab verfolgen läfst, bis zu Formen, wo von einer geschlechtlichen Differenzierung noch keine Rede ist. Hier, bei den Protisten, ist sie unter dem Namen der „Konjugation“ bekannt. Schon bei den einzelligen schalentragenden Rhizopoden, z. B. bei den mit zierlichem Gehäuse versehenen Difflugien, kommt eine Konjugation vor, indem diese trägen Protoplasmawesen zu zweien, aber auch bisweilen zu dreien, vieren oder noch mehreren dicht aneinander herankriechen, worauf sich ihre Protoplasmaleiber aneinanderlegen und zu einer gemeinschaftlichen Masse verschmelzen, um sich, nachdem eine Vermischung des beiderseitigen Protoplasmas und gewisse Veränderungen der Kerne Platz gegriffen haben, wieder zu trennen[2]). Am genauesten sind die Erscheinungen der Konjugation in neuerer Zeit von Bütschli[3]), Balbiani[4]), Maupas[5]), A. Gruber[6]) und R. Hertwig[7]) an Wimperinfusorien studiert worden. Paramäcium ist eine längliche Infusorienform, die über und über bewimpert ist und ein ungemein günstiges Objekt für zellularphysiologische Untersuchungen der mannigfaltigsten Art abgibt. Die sehr gut mit blofsem Auge wahrnehmbaren Paramäcien lassen sich in faulenden Heuaufgüssen stets in grofsen Massen kultivieren und vorrätig halten. Dabei be-

---

[1]) Ballowitz: „Das Retziussche Endstück der Säugetierspermatozoën.“ In Internationale Monatsschr. f. Anat. u. Physiol. Bd. VII, 1890. — Derselbe: „Weitere Beobachtungen über den feineren Bau der Säugetierspermatozoën.“ In Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LII, 1890.

[2]) Verworn: „Biologische Protistenstudien.“ Teil II. In Zeitschr. f. wiss. Zool. 1890.

[3]) Bütschli: „Studien über die ersten Entwicklungsvorgänge der Eizelle, die Zellteilung und die Konjugation der Infusorien.“ Frankfurt 1876.

[4]) Balbiani: „Recherches sur les phénomènes sexuels des infusoires.“ In Journ. de la Physiol. Tom. 4.

[5]) Maupas: „Recherches expérimentales sur la multiplication des infusoires ciliés.“ In Arch. de Zool. expérim. et générale Tome 6, Série 2.

[6]) A. Gruber: „Der Konjugationsprozefs bei Paramaecium aurelia.“ In Ber. d. naturf. Ges. zu Freiburg i. B. Bd. 2, 1886.

[7]) R. Hertwig: „Über die Konjugation der Infusorien.“ In Abhandl. d. Königl. bayr. Akad. München 1889.

obachtet man häufig, dafs unter der ganzen Kultur plötzlich eine „Konjugationsepidemie“ auftritt, so dafs man fast nur konjugierte Individuen findet. Die Erscheinungen der Konjugation verlaufen dann folgendermafsen: Zwei Individuen legen sich parallel aneinander, an ihren Mundöffnungen (Fig. 86, I, o) tritt eine Verschmelzung des Protoplasmas zu einer Brücke ein, und es beginnen sehr charakteristische

Fig. 86. Konjugation von Paramäcium in verschiedenen aufeinanderfolgenden Stadien. *K* Hauptkern, *nk* Nebenkern. I. Beginn der Konjugation. II. Der Nebenkern hat sich zweimal hintereinander geteilt. III. Von den vier Teilstücken des Nebenkerns gehen drei zu Grunde, der vierte teilt sich nochmals in einen männlichen (*m*) und einen weiblichen (*w*) Kern. IV. Während der Hauptkern zerfällt, werden die beiden männlichen Kerne *1 m* und *5 m* ausgetauscht und vereinigen sich mit den weiblichen zu einem Kern V. *t*, der sich wieder teilt in *t'* u. *t''*. VI. *t'* und *t''* teilen sich nochmals. VII. Aus dieser Teilung entstehen die Anlagen des neuen Hauptkerns (*pt*) und des neuen Nebenkerns (*nk'*). Der alte Hauptkern geht zu Grunde. Nach R. Hertwig.

Veränderungen der Kerne. Wie bereits früher bemerkt, haben die Wimperinfusorien zwei Kernformen, einen Makronukleus oder Hauptkern, und einen oder mehrere Mikronukleï oder Nebenkerne. Der Hauptkern geht während der Konjugation ganz zu Grunde, indem er zerfällt und sich im Protoplasma auflöst. Haben wir eine Paramaecienform mit nur Einem Nebenkern, wie Paramaecium cau-

datum, wo die Verhältnisse am einfachsten liegen, so teilt sich der Nebenkern in jedem Paarling zweimal hintereinander, so dafs vier Teilkerne daraus entstehen. Drei davon lösen sich ebenfalls im Protoplasma auf, der vierte aber teilt sich in jedem Paarling noch einmal und läfst die eine Hälfte (den „männlichen“ Kern) über die Protoplasmabrücke in den anderen Paarling hinübertreten, so dafs jeder Paarling jetzt einen „weiblichen“ Kern von sich selbst und einen „männlichen“ vom anderen Paarling enthält. Diese beiden Kerne verschmelzen alsbald zusammen und teilen sich darauf wieder, indem aus der einen Teilhälfte ein neuer Makronukleus, aus der anderen ein neuer Mikronukleus entsteht. Nach dem Austausch der beiderseitigen Kernhälften trennen sich die Paarlinge wieder voneinander, und die Konjugation ist beendet.

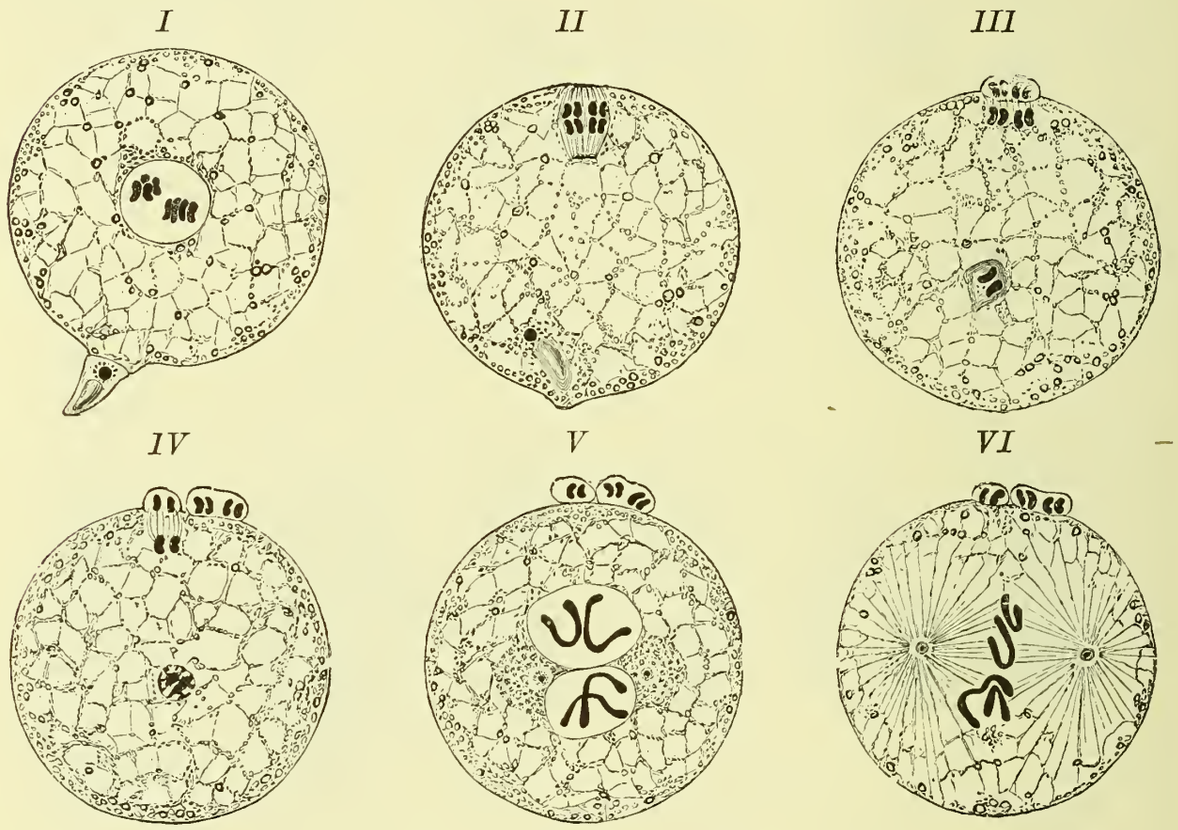


Fig. 87. Befruchtung des Spulwurmeies (Ascaris megalocephala) in sechs aufeinanderfolgenden Stadien. Gleichzeitig erfolgt die Reifung des Eies, d. h. die Ausstofsung der Richtungskörperchen (Polzellen). Nach O. Hertwig.

Die Konjugation der geschlechtslosen, einzelligen Organismen ist derjenige Vorgang, von dem sich die Befruchtungserscheinungen bei der geschlechtlichen Fortpflanzung phylogenetisch ableiten, denn wir finden bei der Befruchtung im wesentlichen dieselben Tatsachen wie bei der Konjugation. Der Befruchtungsvorgang verläuft übrigens an verschiedenen Objekten nicht ganz gleichartig, wenigstens sind an den beiden Objekten, die bisher am genauesten untersucht worden sind, am Ei der Seeigel und des Pferdespulwurms, einige kleine Verschiedenheiten beobachtet worden, wenn auch alle wesentlichen Momente durchaus übereinstimmen.

Fassen wir zuerst die Befruchtung des Spulwurmeies ins Auge, so erfolgt hier die Reifung des Eies, d. h. die Ausstofsung der Richtungskörperchen, erst, wenn die Samenzelle in das Ei eindringt.

Während die Samenzelle in das Protoplasma des Eies tritt (Fig. 87*I*), wandert der bisher in der Mitte gelegene Eikern an die Oberfläche des Eies (Fig. 87*II*), wo er sich zweimal hintereinander teilt und zur Ausstofsung der Richtungskörperchen Anlafs gibt (Fig. 87*III* u. *IV*). Inzwischen hat sich das Protoplasma der Samenzelle mit dem Protoplasma der Eizelle vermischt und sich der weiteren Beobachtung entzogen. Der Spermakern dagegen ist in die Mitte des Eies gewandert, wohin ihm nach Abgabe der Richtungskörperchen der Eikern von der Peripherie her wieder entgegenkommt. Beide Kerne legen sich jetzt nebeneinander, umgeben sich mit einem durchsichtigen Hof und zeigen nun deutlich je zwei grofse Chromatinschleifen. Gleichzeitig machen sich zwei Zentrosomen bemerkbar, die sich zu beiden Seiten der Kerne mit einem Strahlenkranz zu umgeben beginnen (Fig. 87 *V*). Eine Verschmelzung der Kernsubstanzen tritt beim Spulwurm nicht ein, sondern es entwickelt sich, von den beiden Zentrosomen ausgehend, die bekannte Kernteilungsspindel, deren Spindelfasern nach beiden Seiten je eine Chromatinschleife des Eikerns und eine des Spermakerns an die Pole hinziehen, so dafs also jede Hälfte der Eizelle einen Kernanteil vom Ei und einen vom Spermatozoon bekommt (Fig. 87 *VI*). Damit ist die Befruchtung beendet und zugleich die erste Teilung der Eizelle vorbereitet, die nun in der gewöhnlichen Weise erfolgt, indem sich im Äquator der Spindel das Ei durchschnürt, während die Kerne in beiden Hälften ihre Ruheform annehmen.

Die Befruchtung des Seeigeleies zeigt in einzelnen Punkten ein etwas abweichendes Verhalten. Hier ist die Reifung des Eies bereits vollendet, wenn das Spermatozoon eindringt. Ferner verschmelzen hier Eikern und Spermakern vollständig zu einem einzigen Kern, ehe die Teilung in die beiden ersten Furchungshälften der Eizelle eintritt.

Was das Schicksal der Zentrosome bei der Befruchtung betrifft, so hat Boveri[1]) und in Übereinstimmung mit ihm Wilson und Mathews[2]) an Seeigeleiern, sowie Mead[3]) an Eiern von Röhrenwürmern (Chaetopterus pergamentaceus) gefunden, dafs das Zentrosom der Eizelle ohne eine Rolle zu spielen zu Grunde geht (Mead) und verschwindet, während das Zentrosom der Spermazelle nach der Befruchtung sich allein in der Eizelle in zwei Zentrosomata teilt, deren jedes ein Zentrum für die Protoplasmastrahlung und die darauf folgende Teilung der befruchteten Eizelle bildet.

Fassen wir nach alledem die wesentlichen Momente der Befruchtungserscheinungen zusammen, so müssen wir sagen: Die normale Befruchtung besteht in der Vereinigung zweier Zellen, der Eizelle und der Samenzelle, wobei das Protoplasma mit dem Protoplasma, und der Zellkern mit dem Zellkern verschmilzt, so dafs bei der darauf folgenden Teilung der befruchteten Eizelle jede Teil-

---

[1]) Boveri: „Über das Verhalten der Zentrosomen bei der Befruchtung des Seeigeleies nebst allgemeinen Bemerkungen über Zentrosomen und Verwandtes.“ In Arch. d. physikal.-medizin. Gesellsch. zu Würzburg Bd. 29, 1895.

[2]) E. B. Wilson and A. P. Mathews: „Maturation, Fertilisation and Polarity in the Echinoderm Egg.“ In Journ. of Morphol. Bd. 10, 1895.

[3]) A. D. Mead: „Some observations on Maturation and Fecundation in Chaetopterus pergamentaceus, Cuvier.“ In Journ. of Morphol. Bd. 10, 1895.

hälfte Substanz von beiden verschmolzenen Zellen sowohl vom Protoplasma als auch vom Kern mitbekommt.

Der Akt der Befruchtung ist bei allen geschlechtlich sich fortpflanzenden Organismen die gewöhnliche Einleitung für die Entwicklung der Eizelle. Durch die Einführung der Substanz des Spermatozoons erhält die Eizelle den Anstofs zu der charakteristischen Reihe von Veränderungen, welche ihre Entwicklung ausmachen. Indessen mufs hier erwähnt werden, dafs bei vielen Pflanzen und wirbellosen Tieren, die sich gewöhnlich geschlechtlich fortpflanzen, unter gewissen Bedingungen auch das unbefruchtete Ei sich zu einem vollkommenen normalen Organismus entwickeln kann, eine Erscheinung, die, wie bereits erwähnt, als „Parthenogenese" bezeichnet worden ist. Häufig folgen, wie z. B. bei gewissen niederen Krebsen, eine grofse Anzahl von ungeschlechtlichen Generationen, die sich immer wieder aus unbefruchteten Eiern entwickeln, hintereinander, bis endlich eine geschlechtliche Generation aus befruchteten Eiern entsteht. Die Bedingungen, von denen die Parthenogenese abhängig ist, scheinen sehr verschiedener Art zu sein. Unter normalen Verhältnissen sind die Ursachen meist in den Nahrungsverhältnissen und der chemischen Zusammensetzung des umgebenden Mediums zu suchen. Auf letzteres Moment weist auch die Tatsache hin, dafs es einer ganzen Reihe von Forschern gelungen ist, durch bestimmte chemische Einwirkungen unbefruchtete Eier zu einer parthenogenetischen Entwicklung bis zu gewissen Stadien anzuregen. So hat Tichomiroff die Eier von Schmetterlingen durch Eintauchen in konzentrierte Schwefelsäure, Dewitz Froscheier durch Sublimatbehandlung, Klebs Algen- und Pilzsporen durch Einwirkung von Salz- und Zuckerlösungen, Hertwig Seeigeleier durch Strychninlösungen, Loeb Seeigeleier durch Magnesiumchloridlösungen zu parthenogenetischer Entwicklung veranlafst.

Besonderes Interesse aber im Hinblick auf die Theorie der Befruchtung verdient schliefslich die kürzlich von H. Winkler[1]) festgestellte Tatsache, dafs sich Seeigeleier durch ein Extrakt von Spermatozoën der gleichen Art in Meerwasser, das keine lebendigen Spermatozoën mehr enthält, zur Entwicklung anregen lassen, wenn auch vorläufig bei den Versuchen die Entwicklung nicht über gewisse Stadien hinausging. Dafs es sich indessen hierbei um die Wirkung eines Enzyms handele, welches im Spermatozoon enthalten sei und auch bei der normalen Befruchtung auf fermentativem Wege die Entwicklung anrege, ist eine von Raphaël Dubois und Piéri gemachte Hypothese, die sich durch nichts stützen läfst und offenbar nur auf eine Verkennung des Enzymbegriffs zurückzuführen ist, mit dem leider schon so viel gesündigt worden ist.

4. Die Entwicklung des vielzelligen Organismus.

Entwicklung im allgemeinen Sinne können wir definieren als eine fortlaufende Reihe von Veränderungen. Wenn wir von der Fortpflanzung des vielzelligen Organismus durch Abschnürung ganzer Körperteile, wie bei der Knospung und Teilung, absehen, wo ja die

[1]) H. Winkler: „Über Furchung unbefruchteter Eier unter der Einwirkung von Extraktivstoffen aus dem Sperma." In Nachrichten d. K. Ges. d. Wiss. zu Göttingen. Mathem.-phys. Klasse 1900. Heft 2.

wesentlichen Zellgruppen der einzelnen Organsysteme schon direkt bei der Abschnürung vom elterlichen Organismus auf die Knospen oder Teilstücke übertragen werden, dann besteht die Bildung des vielzelligen Organismus nur in seiner Entwicklung aus der Eizelle. Mag das Ei unbefruchtet sich entwickeln, wie bei der Erscheinung der „Parthenogenese“, die der uralten Legende von der unbefleckten Empfängnis für gewisse niedere Tiere einen realen Hintergrund verleiht, mag es vorher befruchtet worden sein, wie das die allgemeine Regel bei der Entwicklung der Tiere und Pflanzen ist, immer haben wir die Tatsache vor uns, dafs sich der vielzellige Organismus aus einer einzigen Zelle allmählich entwickelt.

Eine Entwicklung haben wir freilich schon bei den einzelligen Organismen, aber hier läuft der ganze Entwicklungskreis an einer

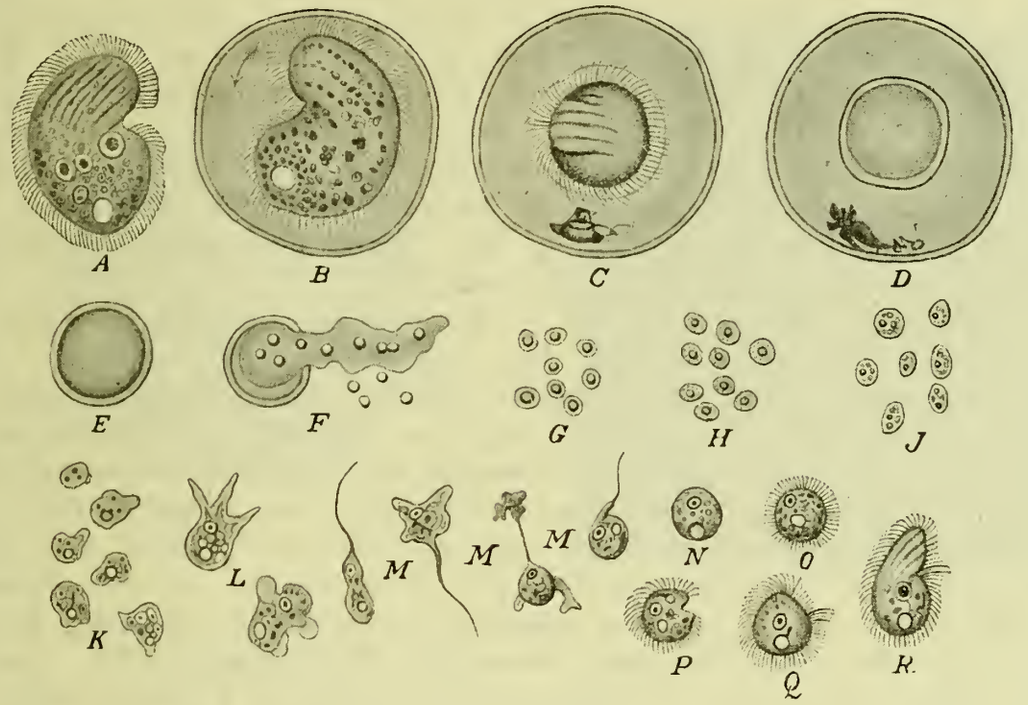


Fig. 88. Entwicklungsgeschichte von Colpoda cucullus. Nach Rhumbler.

einzigen Zelle ab. Immerhin bildet die Entwicklung der Protisten ein interessantes Analogon zu der Entwicklung der vielzelligen Organismen, der Tiere und Pflanzen. Bei den niedrigsten Formen, wie z. B. den Amöben, ist die Entwicklung noch mit dem blofsen Wachstum identisch. Eine Amöbe verändert sich nur, indem sie an Masse zunimmt und sich dann teilt. Die Teilhälften beginnen wieder zu wachsen, bis sie so grofs geworden sind, dafs sie sich wieder teilen. Der ganze Entwicklungskreis der Amöbe besteht im Wachstum bis zur Zellteilung. Wir sehen also, Wachstum mit Zellteilung sind die einfachsten Elemente, welche die Entwicklung erfordert, und in der Tat gibt es in der ganzen lebendigen Welt keine Entwicklung ohne Wachstum und Zellteilung. Eine in komplizierteren Formveränderungen sich äufsernde Entwicklung finden wir aber bereits bei allen den Protisten, die sich durch Sporenbildung fortpflanzen. In diesem Falle müssen die Sporen, die ja der Mutterzelle durchaus unähnlich sind, erst eine Reihe von Formveränderungen durchmachen, bis sie der Mutterzelle gleich werden. Die Entwicklungsgeschichte

der Protisten ist noch wenig studiert, doch hat Rhumbler[1]) von der Infusoriengattung Colpoda und Schaudinn[2]) von der Sporozoëngattung Coccidium die Entwicklungeschichte lückenlos mit grofser Sorgfalt verfolgt. Colpoda ist ein kleines bohnenförmiges Infusorium, dessen ganze Körperoberfläche bewimpert ist (Fig. 88*A*). Bei der Sporenbildung umgibt sich der Körper mit einer dicken Hülle oder „Cyste“ (Fig. 88*B*), innerhalb deren der Körper durch Wasserabgabe sein Volumen immer mehr und mehr verringert. Schliefslich stöfst er alle unverdauten Nahrungsteile aus und zieht sich zu einer Kugel zusammen (Fig. 88*C*), die ihre Wimpern verliert und sich statt dessen mit einer zweiten kleineren Hülle umgibt (Fig. 88*D*). Der Inhalt dieser zweiten Hülle (Fig. 88*E*) zerfällt nunmehr in einzelne Sporen, die mitsamt einem „Restkörper“, der aus unbrauchbaren Stoffen besteht, die Kapsel sprengen und aus ihr frei heraustreten (Fig. 88*F*). Aus jeder einzelnen Spore entwickelt sich dann ein neues Individuum, indem die Spore (Fig. 88*G*) sich zu einem kleinen amöbenähnlichen Wesen umformt, das umherkriecht, frifst und wächst (*H*, *I*, *K*, *L*), einen langen Geifselfaden entwickelt, mit dem es schwimmt (Fig. 88*M*), und sich schliefslich zu einer kleinen Kugelzelle zusammenzieht (Fig. 88*N*), welche sich an ihrer Oberfläche mit Wimpern bedeckt (Fig. 88*O*) und, indem sie weiter wächst, allmählich die Form einer Colpoda gewinnt (Fig. 88*P*, *Q*, *R*). Damit ist der Entwicklungskreis dieser Infusorienzelle geschlossen.

Was sich bei den Protisten an einer einzigen Zelle abspielt, das verläuft bei der Entwicklung des vielzelligen Organismus an einer grofsen Summe von Zellen. Nach unseren Betrachtungen über die Fortpflanzung kann die Entwicklung des vielzelligen Organismus aus dem einzelligen Ei nicht anders geschehen als durch fortgesetzte Zellteilung. Dabei aber spielen zwei Momente eine wichtige Rolle, das ist einerseits die Tatsache, dafs sich die aus der Teilung der Eizelle hervorgehenden Teilungsprodukte nicht wie bei den meisten Protisten voneinander trennen, sondern miteinander im Zusammenhang bleiben, und anderseits die Tatsache, dass die Teilungsprodukte einander nicht immer gleich sind, sondern durch inäquale Teilung zwei voneinander und von der Mutterzelle ganz verschiedene Zellformen bilden können. Auf diese Weise wird nicht nur die Entstehung eines vielzelligen Organismus überhaupt, sondern die Entstehung eines vielzelligen Organismus mit Differenzierung der verschiedenartigsten Gewebe und Organe ermöglicht. Wäre nur das erste Moment wirksam und das zweite nicht, dann würde ein Zellenstaat resultieren, bestehend aus vielen Zellen, die aber alle einander gleich wären. Auch solche Organismen existieren tatsächlich im Reiche der Protisten (Fig. 89) und werden als Zellkolonien aufgefafst, die vollkommen republikanische Verfassung haben, d. h. wo jede Zelle der anderen genau gleich gestellt ist. Diese Formen bilden die Zwischenglieder zwischen den wirklich einzelligen Organismen und den Tieren oder Pflanzen. Im Körper der Tiere und Pflanzen sind, selbst bei den niedrigsten, die Zellen nicht mehr alle gleich, und diese Differenzierung, durch die über-

---

[1]) Rhumbler: „Die verschiedenen Cystenbildungen und die Entwicklungsgeschichte der holotrichen Infusoriengattung Colpoda.“ In Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 46, 1888.

[2]) Schaudinn: „Untersuchungen über den Generationswechsel bei Coccidien.“ In Zool. Jahrbücher Jahrg. 1900.

haupt nur die Entwicklung eines komplizierter gebauten Zellenstaates ermöglicht wird, beruht auf der Wirksamkeit des zweiten Moments, der inäqualen Zellteilung. Also Zellteilung, und zwar sowohl äquale wie inäquale, und Zusammenbleiben der Zellen sind die Faktoren, welche die Entwicklung eines differenzierten Zellenstaates hervorbringen.

Wir können nicht auf die speziellen Erscheinungen in der individuellen Entwicklung der verschiedenen Tiere und Pflanzen näher eingehen und müssen zu diesem Zwecke auf die ausführlichen Werke von Haeckel[1]), Hertwig[2]), Korschelt und Heider[3]) verweisen, welche die Embryologie als selbständige Wissenschaft behandeln. Dagegen müssen wir noch einen Blick auf jenes wichtige Gesetz werfen, das, wie wir schon sahen, der individuellen Entwicklung ihre bestimmten Wege vorschreibt, auf das „biogenetische Grundgesetz".

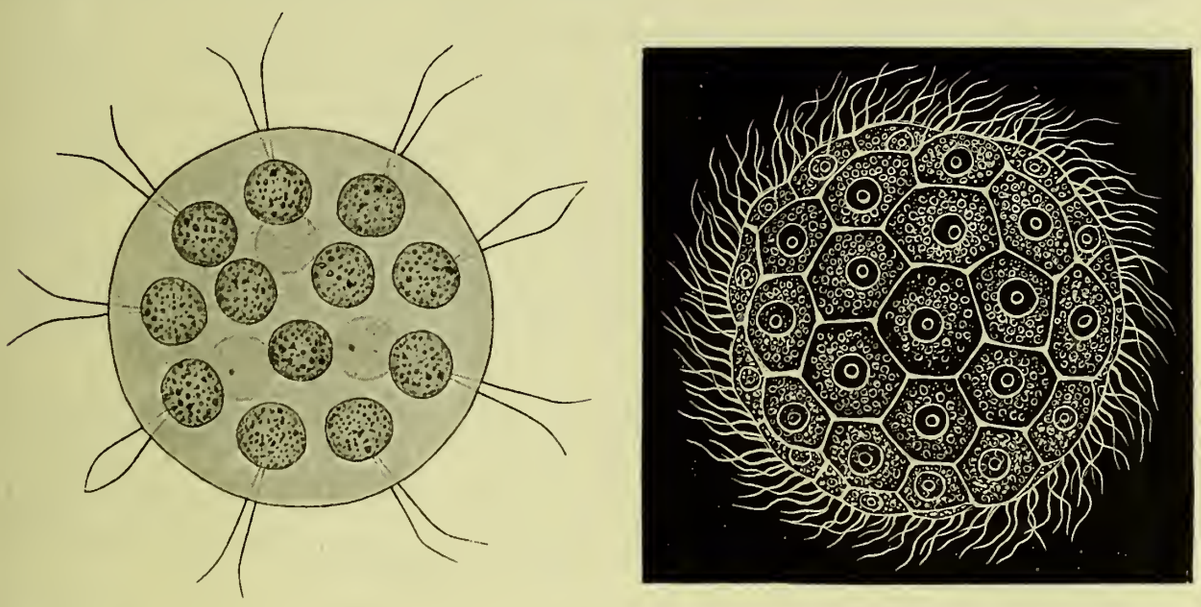


Fig. 89. *A* Eudorina elegans. *B* Magosphaera planula. Nach Haeckel. Zwei vielzellige Organismen aus gleichartigen Zellen bestehend.

Schon Karl Ernst von Baer, der Begründer der Embryologie, hatte gefunden, dass in der Embryonalentwicklung ganz verschiedener Tierformen Entwicklungsstadien vorkommen, die sich täuschend ähnlich sehen, und nach Darwins epochemachender Tat sprach bereits Fritz Müller[4]) mit klaren Worten die Tatsache aus, dass die Entwicklungsgeschichte des Individuums eine kurze Wiederholung des ganzen Entwicklungsganges vorstellt, den die betreffende Art während der Entwicklung durchgemacht hat. Es war dann Haeckels Verdienst, das biogenetische Grundgesetz schärfer formuliert und das Bestehen eines kausalen Zusammenhanges zwischen der ontogenetischen und phylogenetischen Entwicklungsreihe betont zu haben. Haeckel[5]) zeigte nämlich, dafs die individuelle Entwicklung oder Ontogenie nur

[1]) Haeckel: „Anthropogenie oder Entwicklungsgeschichte des Menschen." 4. Aufl. Leipzig 1891.

[2]) O. Hertwig: „Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen und der Wirbeltiere." 3. Aufl. Jena 1890.

[3]) Korschelt und Heider: „Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere." Spezieller Teil, Jena 1890. Allgemeiner Teil, Jena 1903.

[4]) F. Müller: „Für Darwin." Leipzig 1864.

[5]) Haeckel: „Generelle Morphologie der Organismen." Leipzig 1866.

in groben Umrissen eine Wiederholung oder „Palingenie“ der Stammesentwicklung oder Phylogenie vorstellt, dafs aber vielfach diese Wiederholung verwischt oder gefälscht wird durch das Auftreten von Erscheinungen, die nicht in der phylogenetischen Entwicklungsreihe der betreffenden Form vorhanden waren, und die er deshalb als Erscheinungen einer Fälschungsentwicklung oder „Cenogenie“ bezeichnete. Wir haben also in der individuellen Entwicklungsreihe einer jeden Organismenform zweierlei Elemente zu unterscheiden, einerseits die palingenetischen Erscheinungen, welche die Stammesentwicklung der betreffenden Form kurz rekapitulieren, und anderseits die cenogenetischen Erscheinungen, die erst durch Anpassung nachträglich entstanden sind und den Verlauf der palingenetischen Erscheinungen abgeändert und verwischt haben.

Die kausale Erklärung für diese Tatsachen liegt zweifellos in den beiden Momenten, die, wie wir gesehen haben, die ganze Entwicklung des organischen Lebens beherrschen, in dem formerhaltenden Moment der Vererbung und in dem formverändernden Moment der Anpassung. Welche Mechanismen freilich im einzelnen der Wiederholung der Ahnenformen in der Ontogenie und welche der Abänderung und Umformung derselben zu Grunde liegen, welche chemischen und physikalischen Faktoren in beiden Momenten ihren Ausdruck finden, das im einzelnen zu untersuchen, bleibt noch der zukünftigen entwicklungsphysiologischen Forschung vorbehalten. Jedenfalls können wir mit Haeckel[1]) das biogenetische Grundgesetz kurz folgendermafsen formulieren:

„Die Keimesentwicklung ist ein Auszug der Stammesentwicklung; um so vollständiger, je mehr durch Vererbung die Auszugsentwicklung beibehalten wird; um so weniger vollständig, je mehr durch Anpassung die Fälschungsentwicklung eingeführt wird.“

III. Die Erscheinungen des Energiewechsels.

A. Die Formen der Energie.

Schon lange hat die Naturwissenschaft verschiedene „Kräfte“ unterschieden, welche die Bewegungserscheinungen in der Natur hervorbringen. „Kraft“ ist in naturwissenschaftlichem Sinne nichts weiter als ein Ausdruck für die Ursache einer Bewegung, denn wir wissen tatsächlich von einer Kraft nichts anderes, als dafs sie Bewegung verursacht. Sinnlich wahrzunehmen ist keine Kraft, sinnlich wahrzunehmen sind nur Bewegungen. Es liegt hieran, dafs man seit frühen Zeiten schon da, wo man verschiedenartige Bewegungsformen sah, auch verschiedenartige Kräfte annahm. So kam es, dafs mit der Zeit eine Menge von Kräften unterschieden wurde, die schlechterdings nicht miteinander auf die gleiche Stufe gestellt werden konnten, weil die einen nur spezielle Fälle von anderen, andere wieder Komplexe von mehreren, die dritten überhaupt gar keine Kräfte waren. Man sprach von Schwerkraft, von Muskelkraft, von Willenskraft etc. Dieser Zustand ist noch jetzt nicht ganz vorüber. Selbst die Kräfte, welche die heutige Physik kennt, sind durchaus nicht sämtlich gleichwertige

[1]) Haeckel: „Ziele und Wege der heutigen Entwicklungsgeschichte.“ Jena 1875.

Dinge, und über das Verhältnis einiger zu anderen ist noch bis heute wenig Licht verbreitet worden.

Man hat daher in neuerer Zeit zweckmäfsigerweise einen anderen Begriff in die Mechanik der Bewegungsvorgänge eingeführt, das ist der Begriff der „Energie". Der Begriff der Energie hat in der neueren Physik eine ganz bestimmte Bedeutung angenommen. Wir können Energie kurz definieren als Arbeit oder Arbeitsfähigkeit. Die Vorgänge oder Zustände körperlicher Systeme werden also betrachtet unter dem Gesichtspunkt, ob und welcherlei Arbeit sie leisten oder zu leisten im stande sind. Diese Arbeit kann sehr verschiedener Art sein, und je nach ihr unterscheiden wir eine gröfsere Anzahl von Energieformen durch eigene Benennungen. Zahl und Einteilung der Energieformen sind freilich ebenso wie die der Kräfte bis zu einem gewissen Grade willkürlich, aber alle Energieformen, die wir kennen oder die wir aufstellen wollen, unterliegen einer Scheidung in zwei Gruppen, je nachdem sie Arbeit selbst, d. h. kinetische Energie (Energie der Bewegung), oder Arbeitsfähigkeit, d. h. potentielle Energie (Energie der Lage) repräsentieren.

Dafs jedem bewegten System ein gewisser Energiewert zukommt, ist ohne weiteres verständlich, denn die Bewegung eines materiellen Systems ist ja direkt eine Arbeitsleistung. Dafs aber auch ein ruhendes System einfach durch seine Lage einen bestimmten Energiewert repräsentieren kann, mag uns das Beispiel der Gravitationsenergie zeigen. Befindet sich ein Stein in labiler Gleichgewichtslage auf der Mauerkante eines Turmes und wird er durch einen minimalen Anstofs ins Wanken gebracht, so fällt er zur Erde. Dabei leistet er eine Arbeit, die in Bewegung und Wärme zum Ausdruck kommt und deren Gröfse ganz von seiner Lage abhängig ist. Er leistet mehr Arbeit, wenn er aus gröfserer, weniger, wenn er aus geringerer Höhe herabfällt. Seine Lage, in diesem Beispiel seine Entfernung vom Erdmittelpunkt, repräsentiert einen ganz bestimmten Arbeitswert und kann jeden Augenblick, wenn die äufseren Bedingungen hergestellt sind, direkt zur Arbeitsleistung benutzt werden. Der Stein enthält also in der betreffenden Lage Energie in potentia oder potentielle Energie.

Beide Arten von Energie, kinetische (aktuelle, Energie der Bewegung) sowohl wie potentielle (Spannkraft, Energie der Lage), finden wir in den verschiedensten Gewändern. Es ist vielleicht zweckmäfsig, einen kurzen Blick zu werfen auf einige Beispiele der wichtigeren Energieformen, die wir in den Vorgängen und Zuständen der Körperwelt unterscheiden können.

Beispiele von Energieformen:

1. Chemische Energie.
2. Kohäsionsenergie.
3. Osmotische Energie.
4. Energie der Wärme.
5. Mechanische Energie.
6. Gravitationsenergie.
7. Energie des Lichts.
8. Energie der Elektrizität.
9. Energie des Magnetismus.

Wenn wir absehen von einer neuen Richtung in der Naturforschung, die den Begriff der Materie als entbehrlich betrachtet und alle Naturvorgänge nur als Energieumsetzungen ansieht, stellt sich die Naturwissenschaft auch heute noch die Körperwelt zusammengesetzt vor aus aufserordentlich kleinen Teilchen und nennt diejenigen Teilchen, die nicht mehr geteilt werden können, ohne ihre Eigenschaften zu verändern, „Moleküle“, diejenigen, welche die Moleküle zusammensetzen und überhaupt nicht weiter teilbar sind, „Atome“. Dann verstehen wir unter „chemischer Energie“ diejenige Energieform, die in der gegenseitigen Anziehung der Atome zum Ausdruck kommt. Die chemische Energie ist potentiell, soweit die Atome ungebundene Affinitäten haben und keine Gelegenheit, einander zu fesseln: sie wird aktuell im Moment, wo eine Verbindung zwischen zwei Atomen erfolgt. Werden die Atome durch die chemische Energie zu Molekülen vereinigt, so ist es die Kohäsionsenergie, welche die Moleküle untereinander zu grofsen Körpermassen vereinigt. Auch die Kohäsionsenergie kann als potentielle und kinetische Energie erscheinen ganz analog der chemischen. Als osmotische Energie bezeichnet man die Energie, welche durch die Bewegung der Moleküle in Flüssigkeiten oder Gasen erzeugt wird und welche der gegenseitigen Durchdringung und Mischung von Flüssigkeiten und Gasen, d. h. den Diffusionserscheinungen, zu Grunde liegt. Da sie sich in einer Bewegung und Wanderung der Moleküle äufsert, ist sie kinetische Energie. Ebenfalls eine kinetische Energieform ist die Energie der Wärme, die in einer fortschreitenden Bewegung der Moleküle besteht. Nach den besonders von Clausius entwickelten Vorstellungen sind beispielsweise in einer Flüssigkeit oder in einem Gase die Moleküle in um so intensiverer Bewegung begriffen, je höher die Temperatur ist. Dabei stofsen sie fortwährend aneinander an, prallen wieder ab etc., so dafs ein Gewimmel entsteht, das man passend durch den Vergleich mit einem Mückenschwarm anschaulich zu machen gesucht hat. Aber auch die Atome innerhalb eines Moleküls sind in fortwährenden Schwingungen begriffen, nur dafs dieselben hier immer um beständige Gleichgewichtslagen sich bewegen. Man spricht daher in diesem Falle von „intramolekularer Wärme“. Die groben Bewegungen der grofsen Körpermassen, die durch Zug, Druck, Stofs etc. veranlafst werden, sind als mechanische Energie bezeichnet worden. Die gegenseitige Anziehung der grofsen Massen, die Anziehung von Sonne und Erde, von Erde und Mond, die Anziehung, die den hochgeworfenen Stein zwingt, wieder auf die Erde zurückzukehren, ist die Energie der Schwere oder die Energie der Gravitation. Auch sie kann potentiell sein wie im oben angeführten Beispiel, wenn der Stein in einiger Höhe über dem Erdboden liegt, aber sie wird aktuell, wenn der Stein fällt. Das Verhältnis ist immer dasselbe, wie zwischen den Atomen, so zwischen den Molekülen, so auch zwischen den grofsen Massen. Ferner sei genannt die Energie des Lichts als diejenige aktuelle Energie, welche die Lichtschwingungen repräsentieren, dann die elektrische Energie, die als kinetische Energie in der Form des elektrischen Stromes, als potentielle Energie in der Form der statischen Elektrizität erscheint, und endlich der Magnetismus, der ebenfalls sowohl als kinetische wie als potentielle Energieform auftreten kann.

Über das Verhältnis und die Beziehungen mancher von diesen

Energieformen zueinander ist bisher noch nicht genügend Klarheit verbreitet worden. Wenn es als zweckmäfsig erscheinen sollte, so wäre es durchaus berechtigt, noch mehr Energieformen zu unterscheiden oder einige der bekannten miteinander zu einer Form zu vereinigen, denn diese sämtlichen Unterscheidungen, daran müssen wir uns immer erinnern, haben nur methodischen Werth und sind lediglich zu dem Zweck getroffen, bestimmte Bezeichnungen für bestimmt charakterisierte Arbeitsleistungen oder Arbeitsfähigkeiten zu gewinnen. Es wäre verkehrt, wollte man die verschiedenen Energieformen als ebensoviele verschiedenartige und selbständige Tätigkeiten oder Fähigkeiten der Materie betrachten. Wir würden dann, da wir uns die Körper ja aus Molekülen zusammengesetzt denken, und da das Körperliche im Molekül nur seine Atome sind, zu der absurden Vorstellung kommen, dafs jedes Atom schon acht oder neun oder zehn oder noch mehr verschiedene Energien besäfse. Wie falsch das wäre, zeigt uns am besten die Tatsache, dafs sich eine Energieform in die andere verwandeln läfst und in der Natur fortwährend verwandelt wird. Diese überaus wichtige Tatsache findet bekanntlich ihren Ausdruck in dem von Robert Mayer und Helmholtz entdeckten und begründeten Gesetz von der Erhaltung der Energie, das für unsere ganze moderne Naturauffassung grundlegend geworden ist. Wenn aber die eine Energieform in die andere überführbar ist, dann können wir uns das nur so vorstellen, dafs die Energie selbst immer dieselbe bleibt, und dafs die verschiedene Erscheinungsform nur ein Gewand ist, dafs sie je nach den augenblicklichen Bedingungen vertauscht.

Das Gesetz von der Erhaltung der Energie beherrscht alles Geschehen in der Natur, es ist das Grundgesetz der Energetik. Wie wir bereits früher sahen, besagt es, dafs nirgends in der Welt Energie entsteht oder verschwindet, dafs die Summe von Energie in der ganzen Welt eine konstante ist, ebenso wie das Gesetz von der Erhaltung des Stoffes die gleiche Konstanz von der Menge des Stoffes aussagt. Wo uns eine gewisse Menge von Energie zu verschwinden oder zu entstehen scheint, da geht sie in Wirklichkeit nur in eine andere Form oder Modifikation über. Das oben angeführte Beispiel vom fallenden Stein zeigt uns sehr anschaulich diese Umwandlung. Um den Stein auf den Turm zu heben, ist eine ganz bestimmte Menge von kinetischer Energie notwendig, um so mehr, je höher der Stein gehoben wird. Diese selbe Menge von Energie steckt in dem Stein als potentielle Energie, solange er in der betreffenden Höhe liegt, sie geht aber sofort wieder in die aktuelle Energie der Bewegung und der Wärme über, sobald der Stein fällt, und zwar wird beim Fall successive je tiefer der Stein sinkt, um so mehr potentielle Energie in aktuelle verwandelt, bis der Stein zu Boden gefallen ist. Dann hat ihn die ganze Energie, die ihm beim Heben vom Erdboden erteilt wurde, wieder verlassen. Oder um ein kompliziertes Beispiel zu nennen: Leiten wir durch ein Gefäfs mit Wasser einen elektrischen Strom, so scheint die elektrische Energie verloren zu gehen. Sie verschwindet aber in Wirklichkeit nicht, denn wir sehen, dafs die Moleküle des Wassers in ihre Wasserstoff- und Sauerstoffatome zerlegt werden, die sich in ihrem gasförmigen Zustande an den beiden Polen der elektrischen Leitungsdrähte ansammeln. Der elektrische Strom hat also eine Arbeit geleistet und hat die Atome des Wassermoleküls

voneinander getrennt. Die frei gewordenen Wasserstoff- und Sauerstoffatome haben aber chemische Affinität zu einander, es ist also bei dem Experiment nur die aktuelle Energie des elektrischen Stromes verwandelt worden in die potentielle Energie der chemischen Affinität. Bringen wir daher die getrennten Wasserstoff- und Sauerstoffatome unter geeigneten Bedingungen wieder zur Vereinigung, so geht die chemische Spannkraft wieder in lebendige Kraft über, und wir sehen, dafs eine bestimmte Menge von Wärme dabei frei wird. Diese Wärme könnten wir in einem thermo-elektrischen Apparat wieder in Elektrizität umsetzen, und so würden wir wieder dieselbe Energieform gewinnen, mit der wir die Arbeit begonnen haben. Bei keiner von diesen Umformungen ist Energie verschwunden. Die anfängliche Menge von Energie, die man irgend welchen Umformungen unterwirft, bleibt immer dieselbe, wie mannigfach auch ihr äufseres Gewand wechselt.

Um ein einheitliches Mafs für die Messung irgend welcher Energiemenge zu gewinnen, hat die Physik im Anschlufs an Joules Untersuchungen über das Verhältnis von Wärme zu mechanischer Energie eine gewisse Wärmemenge als „Wärmeeinheit“ oder „Kalorie“ gewählt. Eine Kalorie ist diejenige Wärmemenge, welche notwendig ist, um ein Kilogramm Wasser von 0^0 auf 1^0 C. zu erwärmen. Man wählte mit gutem Grunde die Wärme als diejenige Energieform, welche die Mafseinheit für alle anderen abgibt, denn die Wärme nimmt allen anderen Energieformen gegenüber eine eigentümliche Stellung ein, insofern alle anderen Energieformen vollkommen in Wärme umgewandelt werden können, während es nicht gelingt, sämtliche Energieformen in jede beliebige andere Energieform vollkommen überzuführen. Wenn wir daher irgend eine Menge einer beliebigen Energieform, etwa mechanischer oder chemischer Energie, zahlenmäfsig ausdrücken wollen, so drücken wir sie im „Wärmemafs“ aus und geben die Anzahl der ihr äquivalenten Kalorien an. So entspricht z. B. eine Kalorie in die Energieform mechanischer Arbeit umgerechnet einer Energiemenge, welche nötig ist, um ein Gewicht von 424 Kilogramm einen Meter hoch zu heben; man sagt: das „mechanische Äquivalent“ einer Kalorie ist 424 „Kilogrammmeter“, und umgekehrt: eine Kalorie ist das „Wärmeäquivalent“ von 424 Kilogrammmetern. Auf dieselbe Weise kann man auch alle übrigen Energieformen ihrer Menge nach in Wärmeäquivalenten ausdrücken. Die Kalorie ist die Mafseinheit für alle Energie.

B. Die Einfuhr von Energie in den Organismus.

Das Leben ist oft mit dem Feuer verglichen worden, eine Vorstellung, die schon in den ältesten mythologischen Naturauffassungen der Völker eine Rolle spielt und in der Philosophie des Heraklit bekanntlich zum ersten Male eine festere Form angenommen hat. Der Vergleich ist in vielen Punkten zutreffend. Wenn wir ihn weiter ausspinnen, dann ist unser Organismus die brennende Kohle, die sich fortwährend verzehrt, unser Atem die Verbrennungsgase, unsere Nahrung frisch aufgelegtes Brennmaterial, welches das alte immer wieder ersetzt. Wie der brennende Kohlenhaufen ein materielles System vorstellt, in welchem ein fortwährender Energieumsatz stattfindet, indem mit dem Brennmaterial potentielle Energie eingeführt

und in die nach aufsen hin aktuellen Energieformen der Wärme und bei geeigneter Verwendung, wie z. B. in der Dampfmaschine der mechanischen Arbeit, umgesetzt wird, so ist auch der Organismus ein materielles System, in dem ein gleicher Energieumsatz fortdauernd stattfindet. Wie durch Aufschütten neuer Kohlen auf den Kohlenhaufen die Energie in potentieller Form zugeführt wird, so ist auch wenigstens im tierischen Organismus der weitaus gröfste Teil aller zugeführten Energie potentielle Energie. Daher kommt es, dafs die Einfuhr von Energie eine bedeutend weniger in die Augen fallende Lebenserscheinung ist, als die in ausgiebigen Bewegungen und anderen augenfälligen Leistungen sich äufsernde Produktion von aktueller Energie, welche aus dem Umsatz der eingeführten potentiellen Energie hervorgeht.

1. Zufuhr chemischer Energie.

Da über den Energieumsatz bei chemischen Vorgängen vielfach etwas unklare Vorstellungen verbreitet sind, so wird es zweckmäfsig sein, zunächst überhaupt erst einen Blick auf die allgemeinen Tatsachen des Energiewechsels bei chemischen Umsetzungen zu werfen.

Unter chemischer Energie verstehen wir die Fähigkeit der Atome, andere Atome zu fesseln, eine Eigenschaft, die in der chemischen Affinität ihren Intensitätsfaktor besitzt. Jedes Atom, wenn wir es uns isoliert denken, repräsentiert demnach ein kleines Energiemagazin. Die chemische Energie in einem Atom ist potentiell, solange das Atom nicht Gelegenheit hat, durch seine Affinität ein anderes Atom an sich zu binden. Sobald sich aber zwei Atome miteinander verbinden, geht ein der Stärke ihrer Affinität entsprechender Teil von potentieller Energie in aktuelle Energie über, die in Gestalt von Wärme, Licht, mechanischer Energie etc. frei wird. Da ferner die chemische Affinität eines Atoms zu verschiedenartigen anderen Atomen sehr verschieden grofs ist, so wird um so mehr Energie frei werden, je stärker die Affinitäten sind, die gebunden werden. Eine chemische Verbindung mufs also um so weniger potentielle Energie enthalten, je stärker die Affinitäten sind, welche ihre Atome zusammengeführt haben. Umgekehrt: Sollen zwei miteinander verbundene Atome getrennt werden, so wird dazu eine gewisse Menge Energie gebraucht, und diese selbe Menge von aktueller Energie, welche jetzt verbraucht wird, um die Atome zu trennen, erscheint nach der Spaltung wieder in Form von potentieller chemischer Energie, mefsbar durch die freigewordenen Affinitäten der Atome. So haben wir hier einen vollständigen Kreisprozefs.

Ein Beispiel wird das Verhältnis noch anschaulicher machen. Haben wir über einer Quecksilberwanne einen starken Glaszylinder, der in einem kleinen vom Quecksilber freigelassenen Raume ein Gasgemisch aus zwei Dritteilen Wasserstoff und einem Dritteil Sauerstoff enthält, so haben wir ein Gemisch von Molekülen, deren Atome grofse Mengen potentieller Energie in Form von chemischen Affinitäten zueinander beherbergen. Stellen wir nun die Bedingungen her, dafs sich die Sauerstoff- und Wasserstoffatome miteinander vereinigen können, so stürzen sie gierig aufeinander los, ziehen sich an und geben ihren gesamten Vorrat an potentieller Energie in Form von Wärme, Licht und mechanischer Energie nach aufsen ab. Es

entsteht eine Flamme, der Zylinder wird stark erwärmt, und das Quecksilber wird mit Gewalt nach unten getrieben, steigt aber bald wieder höher und höher, denn der aus der Vereinigung von Wasserstoff- und Sauerstoffatomen entstehende Wasserdampf verdichtet sich mit zunehmender Abkühlung zu tropfbarem Wasser, das schliefslich nur einen winzigen Raum im Zylinder einnimmt. So ist bei der Synthese des Wassers aus Wasserstoff und Sauerstoff die potentielle Energie der chemischen Affinitäten in aktuelle Energie umgesetzt und als Wärme, Licht etc. frei geworden. Das Wassermolekül hat also diese genau bestimmbare Energiemenge an die Umgebung verloren. Umgekehrt können wir die Atome des Wassers wieder voneinander trennen in Wasserstoff- und Sauerstoffatome, wenn wir dieselbe Energiemenge von aufsen her wieder zuführen. Am besten eignet sich dazu die Form der elektrischen Energie. Leiten wir einen elektrischen Strom durch das Wasser, so werden in demselben Mafse, wie die elektrische Energie verschwindet, an den Polen der Drähte Wasserstoff- und Sauerstoffatome frei. Es wird also Energie verbraucht, um die Atome des Wassermoleküls voneinander zu spalten, aber diese Energie erscheint in den freiwerdenden Atomen als potentielle chemische Energie wieder, denn wenn wir den freiwerdenden Sauerstoff und Wasserstoff wieder zur Vereinigung bringen, dann gewinnen wir dadurch von neuem wieder aktuelle Energie u. s. f.

Diese Betrachtung ist sehr wichtig, denn es ergibt sich daraus ein Satz von weittragender Bedeutung, der meist nicht klar genug formuliert wird, nämlich der Satz: Bei der Verbindung von Atomen wird aktuelle Energie frei, zur Trennung von Atomen dagegen wird aktuelle Energie verbraucht.

Dieser Satz, der eine notwendige Konsequenz aus dem Gesetz von der Erhaltung der Energie vorstellt, mufs als Grundsatz für alle chemischen Umsetzungen betrachtet werden und bildet auch den Ausgangspunkt für das Verständnis aller Energiewechselerscheinungen im lebendigen Organismus. Dafs er in der Regel nicht mit genügender Klarheit hingestellt und angewendet worden ist, liegt zum gröfsten Teil an der Tatsache, dafs er in gewissen Fällen auf den ersten Blick scheinbar eine Ausnahme erleidet. Es ist zur Klarstellung dieser Verhältnisse nicht überflüssig, wenigstens kurz darauf einzugehen.

Wenn wir die Energie, welche bei einem chemischen Prozefs umgesetzt wird, im Wärmemafs ausdrücken [1]), so haben wir Prozesse, bei denen Wärme frei wird, und Prozesse, bei denen Wärme verbraucht wird. Nach der Ausdrucksweise der „Thermochemie“ bezeichnen wir die Produktion von Wärme bei einem chemischen Prozefs als „positive Wärmetönung“, den Verbrauch von Wärme dagegen als „negative Wärmetönung“. Nach unserer eben angestellten Betrachtung sollten wir also erwarten, dafs alle synthetischen Prozesse, d. h. alle Prozesse, bei denen sich Körper miteinander verbinden, unter positiver Wärmetönung verlaufen, denn es werden ja bei jeder Synthese Atome verbunden, und bei Verbindung von Atomen wird

[1]) Um ein Mifsverständnis zu verhüten, soll ausdrücklich betont werden, dafs die Wärme bei dieser Betrachtung nicht etwa als einzige Energieform gelten soll, die bei der chemischen Reaktion nach aufsen hin frei wird, sondern als Energieform, die als Mafs dienen kann.

Energie frei; umgekehrt wäre zu erwarten, dafs alle Spaltungsprozesse, d. h. alle Prozesse, bei denen verbundene Atome getrennt werden, mit negativer Wärmetönung einhergehen. Das ist, wenn man die Begriffe Synthese und Spaltung in ihrer reinen Bedeutung anwendet, auch immer der Fall. Dennoch scheint es auf den ersten Blick gewisse Ausnahmen von dieser Regel zu geben. Es sind nämlich einerseits einige Synthesen in der Chemie bekannt, wie z. B. die Synthese von Jodwasserstoff, die mit Wärmeverbrauch verbunden sind, anderseits gibt es viele Spaltungen, namentlich komplizierterer Verbindungen, wie etwa des Nitroglyzerins oder anderer explosibler Stoffe, bei denen eine gewaltige Energieproduktion stattfindet. Das sind unbestreitbare Tatsachen. Allein, analysieren wir die Einzelheiten bei diesen Vorgängen etwas genauer, so klärt sich das scheinbare Paradoxon ohne weiteres auf und bestätigt vielmehr das Gesetz. Es liegt nämlich auf der Hand, dafs, soweit nicht entweder freie Atome untereinander oder aber ganze Moleküle ohne Umlagerung ihrer Atome zu einer Verbindung zusammentreten oder aus einer Verbindung als präformierte Gruppen abgespalten werden, jeder Synthese eine Spaltung der aktiven Moleküle in ihre Atome vorhergehen und jeder Spaltung eine Synthese der freigewordenen Atome zu neuen Molekülen folgen mufs. In diesen Fällen verläuft also keine Synthese ohne vorhergehende Spaltung, und keine Spaltung ohne nachfolgende Synthese. Hiernach leuchtet es ein, dafs unter Umständen bei einer Synthese eine negative Wärmetönung bestehen kann, wenn nämlich, wie im Jodmolekül, die Jodatome oder im Wasserstoffmolekül die Wasserstoffatome zueinander gröfsere Affinität haben als die Jodatome zu den Wasserstoffatomen. Dann wird mehr Energie verbraucht, um die Atome des Jodmoleküls und die Atome des Wasserstoffmoleküls voneinander zu spalten, als frei wird, wenn die Jod- und Wasserstoffatome sich zu einem Jodwasserstoffmolekül vereinigen, und da ja bei jedem kalorimetrischen Experiment nur der Enderfolg zur Beobachtung gelangt, nie die Zwischenprozesse, so erklärt es sich, weshalb am Ende der Reaktion sich ein Wärmeverbrauch, eine negative Wärmetönung herausstellen mufs. Das Umgekehrte ist bei den Spaltungsvorgängen mit positiver Wärmetönung der Fall. Das Nitroglyzerin (Salpetersäure-Triglyzerid) explodiert bekanntlich bei Erschütterungen unter ungeheurer Kraftentwicklung, indem es in Wasser, Kohlensäure, Sauerstoff und Stickstoff zerfällt. Diese Zerfallsprodukte sind aber strukturchemisch nicht im Nitroglyzerinmolekül präformiert, sondern gehen erst durch synthetische Umlagerung der Atome aus demselben hervor. Da die Atome des Wassers, der Kohlensäure, des Sauerstoffs und des Stickstoffs in dieser Anordnung aber viel gröfsere Affinitäten zueinander haben als in der Lagerung, die sie im Nitroglyzerinmolekül hatten, so genügt eine kleine Energiemenge, um den Zerfall des Nitroglyzerinmoleküls herbeizuführen, während aus den Umlagerungssynthesen eine aufserordentlich grofse Energiemenge frei wird. Daher erhalten wir als Endresultat eine positive Wärmetönung. Also ebensowenig, wie streng genommen bei der Jodwasserstoffsynthese der Wärmeverbrauch auf Rechnung der Synthese zu setzen ist, ebensowenig stammt in Wirklichkeit die Energieproduktion bei der Dynamitexplosion aus der Spaltung des Nitroglyzerinmoleküls. Es ist notwendig, dafs man sich diese Tatsache einmal klar gemacht hat. Da aber nun allgemein, wenn von einer Synthese gesprochen wird, die vorhergehende Spaltung,

und wenn von einer Spaltung gesprochen wird, die nachfolgende Synthese unberücksichtigt gelassen wird, so ist es genauer, das Grundgesetz des Energiewechsels bei chemischen Prozessen in folgender Form auszusprechen: Werden bei einem chemischen Prozefs stärkere Affinitäten gebunden als getrennt, so wird aktuelle Energie frei; werden dagegen stärkere Affinitäten getrennt als gebunden, so verläuft der Prozefs mit Energieverbrauch.

Kehren wir jetzt von unserem Exkurs zurück, so ist es nach unseren Betrachtungen klar, dafs chemische Energie in den Organismus nur eingeführt werden kann, wenn die Nahrungsstoffe Affinitäten enthalten, die zu binden im Organismus Gelegenheit geboten wird. Es müssen also Stoffe in den Körper eingeführt werden, die untereinander chemische Umsetzungen mit positiver Wärmetönung erfahren. Das geschieht in der Tat auch auf die zweierlei Weise, die wir eben kennen lernten, nämlich einerseits, indem einfache Stoffe mit starken Affinitäten eingeführt werden, und zweitens, indem zusammengesetzte Verbindungen aufgenommen oder im Körper erst synthetisch hergestellt werden, die leicht spaltbar sind und wie die explosiblen Körper Zersetzungsprodukte liefern, die sich unter Umlagerung ihrer Atome synthetisch zu neuen Stoffen vereinigen. Starke Affinitäten gelangen vor allem mit dem Sauerstoff in den Körper, und es ist ja allgemein bekannt, dafs bei der Vereinigung des Sauerstoffs mit anderen Stoffen, d. h. bei der Verbrennung, eine grofse Menge von Energie frei wird. Die Oxydationsprozesse spielen daher eine überaus wichtige Rolle im ganzen Leben, und es ist also, wie wir schon sahen, der Vergleich des Lebens mit dem Feuer ein sehr glücklicher. Komplexe Verbindungen gelangen besonders bei den Tieren mit der organischen Nahrung in den Organismus, wo sie eine lange Reihe von bisher nicht übersehbaren Umlagerungen erfahren, bei denen naturgemäfs Spaltungen und Synthesen Hand in Hand gehen bis zum Aufbau der lebendigen Substanz. Die lebendige Substanz aber ist den explosibeln Körpern an die Seite zu stellen. Sie neigt zum Zerfall, und aus den freiwerdenden Atomkomplexen gehen durch Umlagerungssynthesen teils unmittelbar, teils später in Verbindung mit neu zugeführten Stoffen wieder weitere chemische Verbindungen hervor.

Es ist bei dem jetzigen Stande unserer Kenntnisse nicht möglich, die ganze Reihe der verwickelten chemischen Prozesse, die Fülle der Spaltungen und Synthesen und den mit ihnen verbundenen Energiewechsel im einzelnen zu verfolgen, von der ersten Spaltung der Kohlensäure und der Synthese des ersten Assimilationsproduktes in der Pflanze an bis zu dem Zerfall der lebendigen Substanz in der Pflanze wie im Tier. Das aber wissen wir, dafs die letzten Endprodukte des Stoffwechsels, wie die Kohlensäure, das Wasser, der Harnstoff etc., solche Stoffe sind, deren chemischer Energiewert ein äufserst geringer ist, aus denen entweder keine oder nur sehr kleine Mengen von chemischer Energie überhaupt noch gewonnen werden können. Die gröfste Menge von chemischer Energie, die mit der Nahrung in den Körper eingeführt wird, mufs also auf ihrem Wege durch den Stoffwechsel in andere Energieformen umgesetzt worden sein, und daraus resultieren die Leistungen des Organismus.

2. Zufuhr von Licht und Wärme.

Wir sagten: Die Hauptmasse aller eingeführten Energie gelangt als chemische Energie in den Körper. Dieser Satz gilt für die tierischen Organismen ohne Einschränkung, für die pflanzlichen bedarf er indessen einer Korrektur. Zwar ist auch in der Pflanze die potentielle Energie, auf deren Kosten ihre Leistungen gehen, überwiegend chemische Energie, aber ein Teil derselben wird nicht sogleich als frei verfügbare Energie, wie sie etwa der Sauerstoff besitzt, in den Körper eingeführt, sondern es ist erst die Zufuhr einer anderen Energieform notwendig, um verfügbare chemische Energie zu schaffen. Wir wissen, dafs zur Synthese des ersten Assimilationsprodukts Kohlensäure und Wasser erforderlich sind[1]). Kohlensäure und Wasser sind aber Moleküle, die in diesem Zustande einen überaus geringen chemischen Energiewert besitzen, weil ihre Atome in dieser Verbindung durch sehr starke Affinitäten aneinander gekoppelt sind. Um sie daher frei und für neue Leistungen verfügbar zu machen, müssen diese Moleküle erst gespalten werden, und dazu ist Energiezufuhr nötig. Die Energie, welche diese Spaltung vollzieht, ist im Verein mit der chemischen Energie der lebendigen Pflanzensubstanz selbst das Licht. Ohne Licht ist daher kein Leben der Pflanze möglich, und da ohne Pflanzenleben kein Tierleben existieren kann, so kann man sagen, dafs ohne Licht überhaupt kein Leben bestehen würde. Wenn also auch das Licht direkt nur in der Pflanze als Energiequelle eine wesentliche Rolle spielt, so ist es doch eine Energieform, die für die Erhaltung des Lebens auf der Erdoberfläche ebenso unentbehrlich ist wie die chemische Energie der Nahrung.

Der Ort, wo in der Pflanze das Licht die Spaltung der Kohlensäure bewirkt, sind die grünen Teile des Pflanzenkörpers, also vor allem die Blätter. Man überzeugt sich davon am besten durch den auf pag. 172 beschriebenen Assimilationsversuch. Dabei zeigt sich, dafs für die Beteiligung der Lichtstrahlen an der Kohlensäurespaltung in den grünen Pflanzenzellen zwei Momente ausschlaggebend sind, einerseits die Intensität und anderseits die Wellenlänge der Strahlen. Die Wirksamkeit des Lichtes nimmt mit der Intensität desselben zu, so dafs in hellerem Licht mehr Kohlensäure gespalten wird als in weniger hellem. Ferner sind bei gleicher Intensität die Strahlen des roten Lichtes (nicht wie die Botaniker früher annahmen, die des gelben) am wirksamsten. Engelmann[2]) hat durch eine mikroskopische Methode, die auf der Wirkung des bei der Kohlensäurespaltung frei werdenden Sauerstoffs auf Bakterien beruht, in einer ganzen Reihe von Arbeiten diese Tatsache über allen Zweifel erhoben. Bei den Untersuchungen Engelmanns hat sich gleichzeitig die Ansicht bestätigt, dafs die Kohlensäurespaltung in der grünen Pflanzenzelle nur in den Chlorophyllkörpern derselben stattfindet, und schliefslich hat sich herausgestellt, dafs die Kohlensäurespaltung sofort mit Einwirkung des Lichts beginnt, um bei Verdunklung auch augenblicklich wieder aufzuhören.

---

[1]) Vergl. pag. 172 u. f.

[2]) Th. W. Engelmann: „Neue Methode zur Untersuchung der Sauerstoffausscheidung pflanzlicher und tierischer Organismen.“ In Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 25, 1881. — Derselbe: „Die Erscheinungsweise der Sauerstoffausscheidung chromophyllhaltiger Zellen im Licht bei Anwendung der Bakterienmethode.“ In Onderz. physiol. Laborat. Utrecht, IV. Reeks, III. Deel. 1895. (Hier sind auch die anderen einschlägigen Arbeiten Engelmanns angeführt.)

Die Abhängigkeit der kohlensäurespaltenden Tätigkeit der Chlorophyllkörper vom Licht ist also eine aufserordentlich enge.

Die Wärme endlich, die teils als strahlende, teils als zugeleitete Wärme von aufsen her in den lebendigen Organismus hineingelangt, spielt ähnlich wie das Licht eine Rolle bei den chemischen Umsetzungen in der lebendigen Substanz, und da wir wissen, dafs mit zunehmender Temperatur die Zersetzbarkeit aller chemischen Verbindungen zunimmt, so können wir sagen, dafs auch die zugeführte Wärme vor allem bei Spaltungsprozessen in der lebendigen Substanz beteiligt ist. Die Rolle der Wärme als Energiequelle ist besonders deutlich zu erkennen bei den sogenannten Kaltblütern, die man richtiger als „wechselwarme (poikilotherme) Tiere" bezeichnet hat, da sie im Gegensatz zu den sogenannten Warmblütern oder „gleichwarmen (homoiothermen) Tieren", die eine stets konstante Körpertemperatur haben, ihre Körpertemperatur mit der Temperatur der Umgebung fortwährend wechseln, so dafs sie bei hoher Aufsentemperatur mitunter eine Körpertemperatur haben können, die der Temperatur der gleichwarmen Tiere gleichkommt. Diese wechselwarmen oder poikilothermen Tiere, wie z. B. die Insekten, Reptilien etc., sind bei hoher Temperatur des Mediums, in dem sie leben, äufserst lebhaft, bewegen sich viel und zeigen überhaupt eine intensive Tätigkeit. Mit abnehmender Temperatur nimmt dagegen auch die Lebhaftigkeit ihrer Bewegungen ab, und bei 0^0 bemerkt man in vielen Fällen kaum noch eine Lebenstätigkeit in ihnen: der Energieumsatz ist fast sistiert. „Wohin man blickt in das Reich der lebendigen Organismen", sagt Pflüger[1]), „sieht man, wie die Intensität der Lebensvorgänge, also die Zersetzung, der Temperatur proportional wächst. Betrachte ich die lebhafte, bewegliche flinke Eidechse im Sommer, und wie sie, wenn man sie einer Temperatur unter 0^0 aussetzt, allmählich ruhig wird und in Torpor versunken einem Scheintoten gleicht, und frage ich mich, was die Ursache sei, dafs das Tier in der Wärme wieder so aktiv wird, so sagt mir der Augenschein: weil ihren Organen Wärme zugeführt worden ist, die die Atome der Molekeln in Schwingungen versetzt und die Dissoziation erzeugt." Die zugeführte Wärme dient also auf diese Weise direkt als eine Energiequelle für die Leistungen des Organismus.

Damit sind aber die Energiequellen des Organismus erschöpft. Die anderen Energieformen haben als Energiequellen für die Leistungen des lebendigen Organismus kaum eine Bedeutung.

C. Die Energieproduktion des Organismus.

Die vielverschlungenen Wege zu übersehen, welche die eingeführte Energie in ihrem Wechsel durch den lebendigen Körper einschlägt, ist zur Zeit noch vollständig unmöglich. Es ist noch kaum der Anfang gemacht worden, die Umsetzungen zu erforschen, welche die eingeführte Energie unter den verschiedenen Bedingungen erfährt, die sie in der lebendigen Substanz findet. Hier bedarf es erst einer langen Reihe eingehender Spezialuntersuchungen, vor allem einer tiefergehenden Erkenntnis der Stoffwechselvorgänge, ehe wir uns ein

---

[1]) Pflüger: „Über die physiologische Verbrennung in den lebendigen Organismen." In Pflügers Arch. Bd. 10, 1875.

übersichtliches Bild von dem Getriebe des Energieumsatzes im Organismus machen können. Gerade das Gebiet der physiologischen Energetik bietet noch reichliche und äufserst lohnende Probleme für die Zukunft, die bisher kaum beachtet worden sind. Was wir erst wieder mit Sicherheit kennen, das sind die Endglieder der Reihe von Umwandlungen, welche die eingeführte Energie auf ihrem Wege durch den Körper erfahren hat, das sind die äufseren Leistungen des lebendigen Organismus.

Die nach aufsen hin gehende Energieentwicklung, vor allem die Entwicklung mechanischer Energie, wie sie sich in den Bewegungen des lebendigen Körpers äufsert, ist von allen Lebenserscheinungen unzweifelhaft die augenfälligste, sie ist geradezu für den unbefangenen Beobachter mehr oder weniger das erste Kriterium des Lebens, und es mag damit zusammenhängen, dafs die Physiologie von jeher mit Vorliebe die Bewegungserscheinungen zum Objekt ihrer Forschungen gemacht hat. Weniger in die Augen fallend, weil entweder nur wenig verbreitet oder schwer zu beobachten, ist die Produktion anderer Energieformen von seiten der lebendigen Substanz, wie des Lichtes, der Wärme und der Elektrizität.

1. Die Produktion mechanischer Energie.

Alle lebendige Substanz bewegt sich, d. h. die einzelnen Punkte ihres materiellen Systems verändern ihre Lage im Raum. Daraus resultiert je nach den speziellen Bedingungen entweder eine Verschiebung der einzelnen Teilchen bei gleichbleibender äufserer Form oder eine Veränderung der äufseren Form oder eine Ortsveränderung des Ganzen (Lokomotion) oder schliefslich mehreres gleichzeitig. Wenn aber zwar die Bewegung an sich eine allgemeine Lebenserscheinung ist, so zeigt doch nicht jede Form der lebendigen Substanz die gleiche Art der Bewegung. Die Mannigfaltigkeit der Bewegungsmodi, die sich an den verschiedenen Organismen beobachten lassen, ist sehr grofs. Dennoch lassen sich alle Bewegungsmodi nach der Art ihres Zustandekommens in einige wenige grofse Gruppen einreihen, von denen wieder nur einzelne durch ihre weite Verbreitung eine hervorragende Bedeutung besitzen. Da die Bewegung der lebendigen Substanz ihre augenfälligste Lebenserscheinung ist und das Interesse daher am meisten auf sich lenkt, wird es gerechtfertigt sein, wenn wir uns mit den Erscheinungen der Bewegung etwas eingehender beschäftigen.

Es ist zunächst nützlich, die verschiedenen Bewegungsmodi übersichtlich zu unterscheiden:

a) Passive Bewegungen,
b) Bewegungen durch Quellung der Zellwände,
c) Bewegungen durch Veränderung des Zellturgors,
d) Bewegungen durch Veränderung des spezifischen Gewichts der Zelle,
e) Bewegungen durch Sekretion von seiten der Zelle,
f) Bewegungen durch Kontraktion und Expansion des Zellkörpers:
   Amöboïde Bewegung,
   Muskelbewegung,
   Flimmerbewegung.

a. Passive Bewegungen.

Bei den passiven Bewegungen liegt die Ursache der Bewegung aufserhalb des bewegten Teils. Die passiven Bewegungen in der lebendigen Substanz sind also nicht eine Lebenserscheinung der bewegten Elemente selbst, sondern Ausdruck von Lebenserscheinungen in ihrer Umgebung. Die Bewegung der roten Blutkörperchen, die Strömung der Blutflüssigkeit in den Blutgefäfsen des menschlichen Körpers ist eine passive, denn die Blutkörperchen und die Blutflüssigkeit besitzen keine Eigenbewegung, sondern werden lediglich passiv durch die Tätigkeit des Herzens, das wie eine Saug- und Druckpumpe in dem mit Blut gefüllten Röhrensystem des Gefäfsbaumes wirkt, getrieben. Man kann diese Strömung des Blutes in den feinen Kapillargefäfsen unter dem Mikroskop sehr schön beobachten, wenn man einen durch das amerikanische Pfeilgift „Curare" gelähmten Frosch auf eine Korkplatte bringt und über einer Öffnung in derselben mit Nadeln die Schwimmhaut zwischen den Zehen der hinteren Extremität ausspannt. Dann gewinnt man unter dem Mikroskop ein Bild, das jeden Beschauer mit Interesse erfüllt. Man sieht das weitverzweigte Netz des Kapillargefäfssystems, in dem das Blut mit seinen gelb erscheinenden Blutkörperchen so langsam fliefst, dafs man jedes einzelne Blutkörperchen bequem verfolgen kann, wie es sich in der klaren Blutflüssigkeit durch die feinen Kanäle und Umbiegungsstellen hindurchwindet (Fig. 90).

Fig. 90. Kapillarkreislauf in der Schwimmhaut des Frosches. Aus Ranke.

Schon in der einzelnen Zelle finden wir solche passiven Bewegungen. Die feinen Körnchen, die im Protoplasma der nackten Rhizopodenzellen eingebettet liegen, zeigen besonders auf den langen, fadenförmigen Pseudopodien der Meeresrhizopoden eine strömende Bewegung, die sogenannte „Körnchenströmung", die einen ähnlich fesselnden Anblick gewährt, wie die Strömung des Blutes in den Kapillargefäfsen, und nur viel langsamer erfolgt. Wie die Spaziergänger auf einer Strafse oder wie die Ameisen auf ihren langen, selbstangelegten Wegen ziehen die Körnchen dahin, bald in zentrifugaler, bald in zentripetaler Richtung, bald stillstehend, bald umkehrend, bald weiter fortschreitend. Diese Körnchenströmung kommt nicht zu stande durch aktives Vorwärtsrücken der Körnchen selbst, sondern durch passives Mitgeschlepptwerden von seiten der flüssigen protoplasmatischen Grundsubstanz, in der sie eingebettet liegen, und die selbst stets in aktiv fliefsender Bewegung begriffen ist.

Eine ebenfalls sehr interessante Form der passiven Bewegungen, die in der lebendigen Zelle vorkommen, ist die sogenannte Brownsche Molekularbewegung. Im Süfswasser lebt eine kleine, ein-

zellige grüne Alge von zierlicher Mondsichelform, das Closterium (Fig. 91 *I*). Diese Alge hat in ihrem Protoplasma an beiden Enden des sichelförmigen Körpers je eine Flüssigkeitsvakuole, in welcher in der Regel einzelne feine Körnchen liegen, die Brownsche Bewegung zeigen. Die Körnchen sind nämlich, wie man bei stärkerer Vergrößerung sieht, in einem fortwährenden feinen Zittertanz begriffen, aber ohne große Ortsbewegungen zu machen. Der Tanz geht unermüdlich fort und findet nie ein Ende. Das ist ein lebendiges Objekt, an dem diese eigentümliche Bewegung zu sehen ist. Viel öfter beobachtet man sie aber in abgestorbenen Zellen, und lange bekannt sind sie in den sogenannten Speichelkörperchen des Mundspeichels, die weiter nichts sind als abgestorbene Leukocyten (weiße Blutkörperchen). Diese toten Leukocyten sind durch Wasseraufnahme zur Kugelform aufgequollen und besitzen einen Zellkern, den ein körniges Protoplasma umgibt (Fig. 91 *II*). Die Körnchen dieses auf-

Fig. 91. Brownsche Molekularbewegung. *I* Closterium nach Strasburger. In den an beiden Enden befindlichen Vakuolen *K* des sichelförmigen Zellkörpers sind zahlreiche Körnchen in lebhafter Molekularbewegung. *II* Sogenannte Speichelkörperchen, ein abgestorbener und kugelig zusammengezogener Leukocyt aus dem Speichel des Menschen, in dessen gequollenem Inhalt die Körnchen in tanzender Bewegung begriffen sind. *III* Kriställchen aus den Kalksäcken des Frosches.

gequollenen Protoplasmas zeigen bei starker Vergrößerung deutlich Molekularbewegung. Daß die Brownsche Molekularbewegung keine ausschließlich im lebendigen Organismus vorkommende Bewegungserscheinung ist, geht übrigens aus der Tatsache hervor, daß alle leichten mikroskopischen Körnchen irgend welcher Art, wenn sie in Wasser oder einer anderen leicht beweglichen Flüssigkeit suspendiert sind, diese seltsame Bewegung zeigen. Eines der schönsten leblosen Objekte, die im Organismus vorkommen, sind in dieser Hinsicht die feinen Kriställchen (Fig. 91 *III*) aus den Kalksäckchen, welche in der Leibeshöhle der Frösche zu beiden Seiten der Wirbelsäule zwischen je zwei Wirbelfortsätzen liegen. Bringt man etwas von ihrer weißen Substanz in einen Tropfen Wasser und betrachtet man diesen unter einem Deckglas mit dem Mikroskop bei starker Vergrößerung, so hat man, besonders an den kleineren Kriställchen, den wunderbaren Anblick des rastlosen Zittertanzes lebloser Kristalle in anmutigster

Form[1]). Als der englische Botaniker Brown im Jahre 1827 solche eigentümlichen Bewegungen in Pflanzenzellen entdeckt hatte, glaubte man, darin eine aktive Bewegung der feinen Körnchen selbst erblicken zu müssen, die aus den Schwingungen ihrer Moleküle resultierte, und nannte sie deshalb „Molekularbewegung". Allein, nach unseren modernen Anschauungen ist diese Auffassung als unhaltbar fallen gelassen worden, und man war lange Zeit im unklaren über die Deutung dieser rätselhaften Erscheinung, bis 1863 Wiener[2]) und bald darauf Exner ihre physikalischen Bedingungen sehr sorgfältig studierten und eine Erklärung dafür fanden, die mit unseren jetzigen Auffassungen von dem molekularen Zustande der Flüssigkeiten im besten Einklang steht. Ja, das Verhalten der Moleküle einer Flüssigkeit fordert sogar geradezu derartige Bewegungserscheinungen von kleinen leichten Partikelchen, die in ihr suspendiert sind. Bekanntlich stellen wir uns vor, dafs die Moleküle in einer Flüssigkeit in fortwährender Bewegung sind und durcheinanderwimmeln, indem sie aneinanderprallen, sich abstofsen, nach anderer Richtung sich bewegen, wieder anstofsen etc. Diese Bewegung der Moleküle können wir selbst mit den stärksten Vergröfserungen nicht sehen, denn die Flüssigkeiten erscheinen uns homogen, weil ihre Moleküle zu klein sind, um selbst mikroskopisch wahrgenommen werden zu können. Dagegen können wir den Erfolg ihrer Bewegungen an kleinen, leichten Körnchen erkennen, die in der Flüssigkeit schweben, und die, wenn die Moleküle die angegebene Bewegungsart besitzen, von ihnen fortwährend gestofsen werden müssen, so dafs sie bei ihrer leichten Beweglichkeit in ein zitterndes Tanzen geraten. Die sogenannte Brownsche Molekularbewegung kleiner Körnchen ist also eine rein passive Bewegung, die hervorgebracht wird durch die fortwährenden kleinen Stöfse, welche die anprallenden Flüssigkeitsmoleküle auf sie ausüben. Einen treffenden Beweis für die Richtigkeit dieser Auffassung liefert die Tatsache, dafs die Brownsche Bewegung mit zunehmender Temperatur der Flüssigkeit an Intensität gewinnt. Das ist vorauszusagen, da wir wissen, dafs die Bewegung der Moleküle einer Flüssigkeit um so intensiver wird, je mehr die Temperatur steigt, bis sie schliefslich so mächtig wird, dafs die einzelnen Moleküle heftig auseinanderstieben, d. h. bis die Flüssigkeit verdampft.

b. Bewegungen durch Quellung der Zellwände.

In den Bewegungen, welche durch Quellung der Zellwände zu stande kommen, haben wir eine Bewegungsform, welche uns hinüberführt von den passiven Bewegungen zu allen folgenden, die nur auf aktiver Tätigkeit der lebendigen Substanz beruhen. Bekanntlich beruht die Erscheinung der Quellung darauf, dafs sich zwischen die Moleküle eines trockenen, quellbaren Körpers, der in eine feuchte Umgebung gebracht wird, Wassermoleküle lagern, welche durch Molekularattraktion von den Molekülen des Körpers so stark angezogen werden, dafs sie seine Moleküle selbst mit grofser Kraft auseinanderdrängen, wodurch das Volumen des Körpers bedeutend vergröfsert wird. Kommt der gequollene Körper wieder in wasserfreie Umgebung, etwa in

---

[1]) Vergl. pag. 5.

[2]) Wiener: „Erklärung des atomistischen Wesens des tropfbar-flüssigen Körperzustandes" etc. In Poggendorffs Annalen Bd. 118. 1863.

trockene warme Luft, so gibt er allmählich wieder sein Quellungswasser ab, vermindert im selben Maſse sein Volumen und schrumpft ein, um bei neuer Anfeuchtung von neuem zu quellen. Die Quellbarkeit ist besonders bei organischen Produkten des Stoffwechsels der Pflanzen verbreitet, vor allem bei den Zellulosewänden der Pflanzenzellen. Sie ist durchaus nicht an das Leben der Pflanzenzelle gebunden, sondern besteht an den Zellulosegebilden der toten Zellen unbegrenzt lange fort in derselben Weise wie an den Zellulosewänden der lebendigen Zellen. Damit eine einseitig gerichtete Bewegung durch die Volumenzunahme bei der Quellung oder durch die Volumenabnahme beim Austrocknen an irgend einem quellbaren Objekt, etwa einem Blattstiel oder einer Membran, zu stande kommen kann, müssen die

Fig. 92. Storchschnabelsamen (Erodium cicutarium), *a* in getrocknetem, *b* in gequollenem Zustande.

einzelnen Seiten derselben verschieden quellbar sein, es muſs die eine Seite stark quellen, während die andere nur schwach quillt oder gar nicht. Wären alle Teile gleich stark quellbar, dann würde nur eine gleichmäſsige Vergröſserung nach allen Seiten eintreten. Quillt dagegen bei einem langgestreckten Gebilde eine Seite stärker als die ihr gegenüberliegende, so dehnt sich die erstere aus, während die letztere kürzer bleibt, und die Folge ist eine Biegung des ganzen Gebildes, die, je nachdem die Quellung schnell oder langsam eintritt, plötzlich oder allmählich erfolgt.

Charakteristische Objekte für die Beobachtung der Quellungsbewegungen sind die bekannten, neuerdings häufig aus den amerikanischen Wüsten nach Europa kommenden „Auferstehungspflanzen“ (Selaginella lepidophylla), die in der Trockenheit ihre Blatt-

stiele faustartig zusammenlegen, angefeuchtet sie wieder handtellerartig nach aufsen biegen, indem die Blattstiele auf ihrer Innenseite stark quellen. Ganz ebenso verhalten sich die allbekannten „Rosen von Jericho“, die nichts anderes sind als die toten, ausgetrockneten Zweige einer in den arabischen Wüsten wachsenden Kruzifere (Anastatica). Das Ausbreiten der getrockneten Zweige, wenn man sie in Wasser steckt, hat beim Volke den Glauben hervorgerufen, dafs die „Rose von Jericho“ zu neuem Leben wieder auferstehe, während es sich in Wirklichkeit nur um Quellungsbewegungen der toten Zweige handelt. Die Selaginella dagegen ist eine wirkliche „Auferstehungspflanze“, insofern sie, völlig eingetrocknet, jahrelang liegen kann, ohne ihre Lebensfähigkeit einzubüfsen. Sehr anschaulich zeigen auch die Samen mancher Storchschnabelarten die Erscheinung der Quellungsbewegungen. Erodium cicutarium hat Samen, die mit einem langen, von Härchen besetzten Stiel versehen sind, der in der Trockenheit korkzieherförmig zu einer schönen Spirale aufgerollt ist (Fig. 92 *a*), angefeuchtet sich aber gerade streckt, indem sich eine Windung nach der anderen durch Quellung und Streckung der Innenseite auseinanderrollt (Fig. 92 *b*).

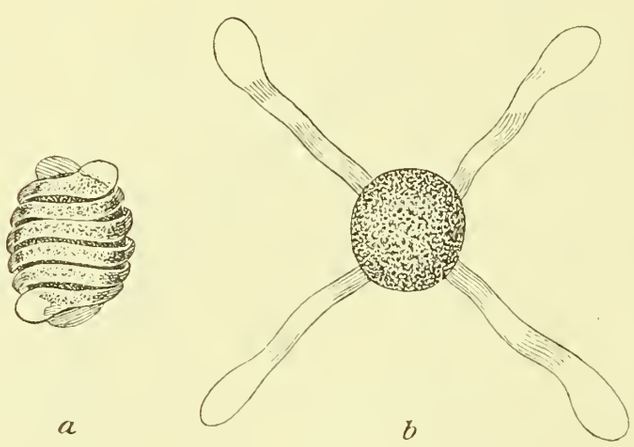


Fig. 93. Spore eines Schachtelhalms. *a* Die Elaterenbänder sind in feuchtem Zustande um die Sporenzelle herumgelegt; *b* die Elaterenbänder sind in trockenem Zustande auseinandergeschnellt.

Sehr interessant und durch die Schnelligkeit ihres Verlaufs geradezu frappierend sind die Quellungsbewegungen der sogenannten „Elateren“ an den Sporen der Schachtelhalme. Die reifen Sporen der Schachtelhalme sind runde Zellen, die von einer Zellulosemembran umgeben sind. Diese Zellulosemembran ist durch zwei Risse, die in einer Spirale von oben nach unten um die ganze Kugel herum verlaufen, in zwei Zellulosebänder, die „Elateren“, gespalten (Fig. 93), die an einer Stelle im Äquator der Kugel untereinander und an der Spore selbst befestigt sind. Bringt man die Sporen etwas angefeuchtet unter das Mikroskop, so sind die beiden Elaterenbänder zu zwei parallelen Spiralen zusammengelegt und bilden eine geschlossene Kapsel um die Spore (Fig. 93 *a*). Läfst man sie aber eintrocknen, so strecken sich die beiden Spiralen zu geraden Bändern aus (Fig. 93 *b*), indem die äufsere Seite der Bänder durch Wasserabgabe eintrocknet und sich verkürzt. Haucht man sie in diesem ausgetrockneten Zustande an, während man gleichzeitig durch das Mikroskop sieht, so beobachtet man, dafs sie fast blitzschnell sich wieder zu Spiralen um die Spore zusammenlegen, indem sich die äufsere Fläche durch Quellung ausdehnt. Im Moment, wo die Feuchtigkeit des Hauches verfliegt, breiten sich dann ebenso schnell die Bänder wieder aus und man kann den Versuch, wie alle Quellungsversuche, beliebig oft wiederholen.

Die Quellungsbewegungen sind im Pflanzenreich ungemein weit verbreitet und spielen zum Teil eine grofse Rolle im Leben der

Pflanze. Welche gewaltigen Energiewerte durch Quellung erzeugt werden, geht schon allein daraus hervor, dafs z. B. mit quellenden Holzkeilen grofse Steine gespalten werden können.

c. Bewegungen durch Veränderung des Zellturgors.

Mit den Bewegungen, die durch Veränderung des Zellturgors entstehen, treten wir in den Bereich derjenigen Bewegungserscheinungen ein, die unbedingt das intakte Leben des Objekts voraussetzen, an dem sie auftreten. Mit dem Tode ihres Substrats erlöschen diese Bewegungsformen. Auch die Turgeszenzbewegungen sind hauptsächlich im Pflanzenreich verbreitet, und es ist daher nötig, dafs wir uns an einige Eigentümlichkeiten der Pflanzenzelle erinnern.

Bekanntlich stellt die Pflanzenzelle eine zylindrische Kapsel vor, deren Wände von einer elastischen Zellulosemembran gebildet werden. Die Innenfläche der Zellulosekapsel ist mit einer dünnen, aber kontinuierlichen Protoplasmaschicht, dem sogenannten „Primordialschlauch", überzogen, der wie ein Sack oder eine Blase eine Flüssigkeit, den „Zellsaft", umschliefst (Fig. 94) und in der Regel einzelne Stränge von Protoplasma quer- und längsverzweigt mitten durch diese grofse Zellsaftvakuole hindurchsendet (auf der umstehenden Figur fehlen solche Protoplasmastränge). Im Zellsaft gelöst sind verschiedene chemische Stoffe, die durch die Lebenstätigkeit der Zelle produziert worden sind. Für diese Stoffe ist das Protoplasma im gewöhnlichen ungestörten Zustande undurchlässig; sie können also nicht von innen nach aufsen durch den Primordialschlauch diffundieren. Ebenso aber ist das Protoplasma auch undurchlässig für viele Stoffe, die im Wasser aufserhalb der Zelle gelöst sind, die infolgedessen nicht in die Zelle hineindiffundieren können. Nun ist bekannt, dafs solche löslichen Stoffe, wie etwa Salze, Zucker etc. durch die Bewegungen ihrer Moleküle einen gewissen Druck erzeugen. Man sagt, die Salzmoleküle etc. sind „osmotisch" wirksam. Wie VAN T'HOFF durch seine klassischen Untersuchungen gezeigt hat, ist die osmotische Druckwirkung proportional der Anzahl der Moleküle, welche in der Volumeneinheit gelöst sind. Wenn wir daher innerhalb des Zellsaftes viel osmotisch wirksame Stoffe aufgespeichert haben und aufserhalb der Zelle im Wasser weniger, und wenn die Wand des Primordialschlauchs für diese gelösten Stoffe undurchlässig ist, so kann ein Austritt der gelösten Stoffe in das umgebende Wasser nicht stattfinden, sondern es mufs, da der Primordialschlauch das reine Wasser ungehindert hindurchtreten läfst, Wasser von aufsen nach innen diffundieren. Der Druck im Primordialschlauch wird um so stärker, je mehr osmotisch wirksame Stoffe sich im Zellsaft lösen, d. h. je mehr die Konzentration des Zellsaftes steigt. Der Primordialschlauch der Zelle mufs daher von innen nach aufsen gedehnt werden, und diese Spannung, welcher der Primordialschlauch von innen her ausgesetzt ist und die auch die elastische Zellulosewand der Zelle ausdehnt, ist der „Turgor" der Zelle.

Nach dieser kurzen Betrachtung ist es klar, dafs der Turgor der Zelle auf verschiedene Weisen verändert werden kann. Erstens nämlich kann das Mengenverhältnis der osmotisch wirksamen Stoffe innerhalb und aufserhalb der Zelle sich ändern, indem die Konzentration aufsen oder innen gesteigert oder herabgesetzt wird. Führt man z. B.

dem umgebenden Medium mehr und mehr gelöste Stoffe zu, so wird infolge des von aufsen her immer mehr steigenden osmotischen Gegendruckes der Turgor der Zelle immer mehr sinken, und es wird Wasser von innen nach aufsen heraustreten. Man hat diese Erscheinung wenig zutreffend als „Plasmolyse“ bezeichnet. Ferner aber kann der Turgor auch sich ändern, indem die Wand des Primordialschlauchs aus irgend einem Grunde durchlässig für die gelösten Stoffe des Zellsafts wird. Dann mufs ein Ausgleich der osmotischen Druckdifferenzen durch Diffusion der osmotisch wirksamen Stoffe eintreten, und die Spannung, unter der die Zellwand stand, fällt weg. Schliefslich aber wird auch eine Turgorveränderung eintreten, wenn die Spannung des Primordialschlauchs durch aktive Veränderungen seines Protoplasmas sinkt oder steigt. Kontrahiert sich z. B. das Protoplasma des Primordialschlauchs, so wird seine Kontraktion den ihr bisher entgegenwirkenden osmotischen

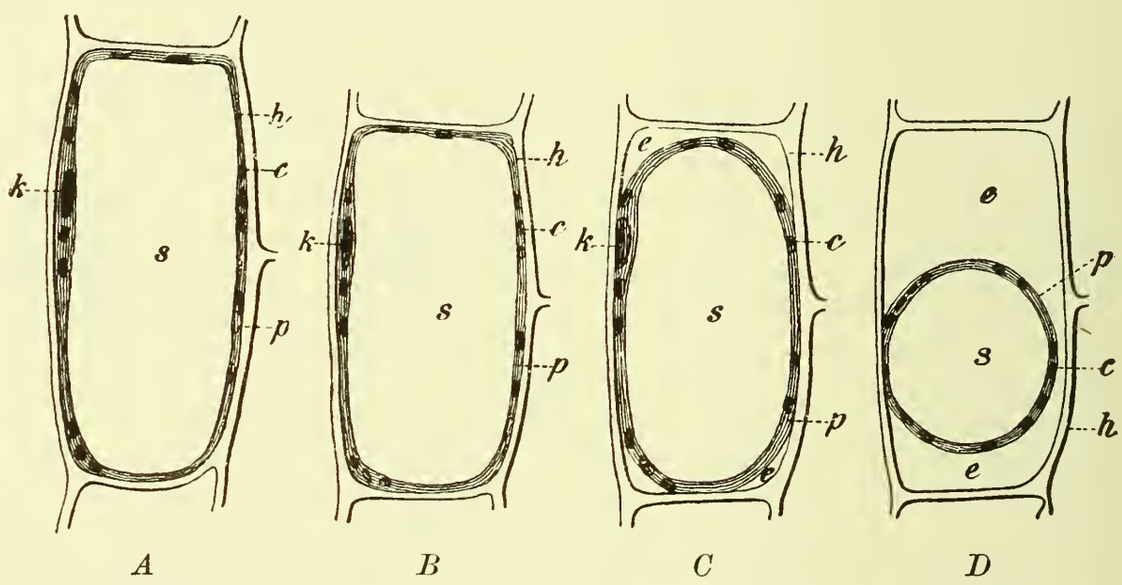


Fig. 94. Schema des Zellturgors einer Pflanzenzelle. *h* Zellmembran, *p* Primordialschlauch, *k* Zellkern, *c* Chlorophyllkörper, *s* Zellsaft, *e* eindringende Salzlösung. Bei *A* Zelle in voller Turgeszenz, der Primordialschlauch liegt der Zellmembran fest an. Bei *B* hat der Turgor infolge einwirkender Salzlösung abgenommen, die Zelle ist kleiner geworden, aber der Primordialschlauch liegt der Zellmembran noch an. Bei *C* ist der Turgor noch geringer geworden, der Primordialschlauch beginnt sich von der Zellhaut, die ihre geringste Gröfse erreicht hat, abzuheben. Bei *D* hat der Primordialschlauch sich vollständig zusammengezogen, weil die osmotische Wirkung der von aufsen her einwirkenden Salzlösung *e* sehr hohe Werte erreicht hat. Nach De Vries.

Druck zum Teil oder ganz überwinden, und die Folge wird sein, dafs entsprechend viel Wasser aus dem Zellsaft durch den Primordialschlauch nach aufsen hindurchgepreſst wird, ohne dafs indessen die osmotisch wirksamen Stoffe mit hindurchtreten können. Läfst die Kontraktion des Primordialschlauchs wieder nach, so werden wieder mehr Wassermoleküle von aufsen nach innen hineintreten, und der Turgor wird wieder gröfser werden.

Gehen wir auf die Folge der Herabsetzung des Turgors ein, so mufs diese in allen Fällen die gleiche sein: der Primordialschlauch, der vorher durch die Spannung von innen her stark ausgedehnt war, wird zusammensinken, und sein Umfang wird immer kleiner werden (Fig. 94). Was für uns aber noch wichtiger ist, das ist das Kleinerwerden der ganzen Zelle bei Abnahme des Turgors, denn in demselben

Maſse wie die Spannung des Primordialschlauchs nachläſst, entspannt sich auch die elastische Zellulosehülle und nimmt infolge ihrer Elastizität schlieſslich einen Umfang an, wie er ihrem vollkommenen Entspannungszustande entspricht (Fig. 94 *B*, *C*, *D*).

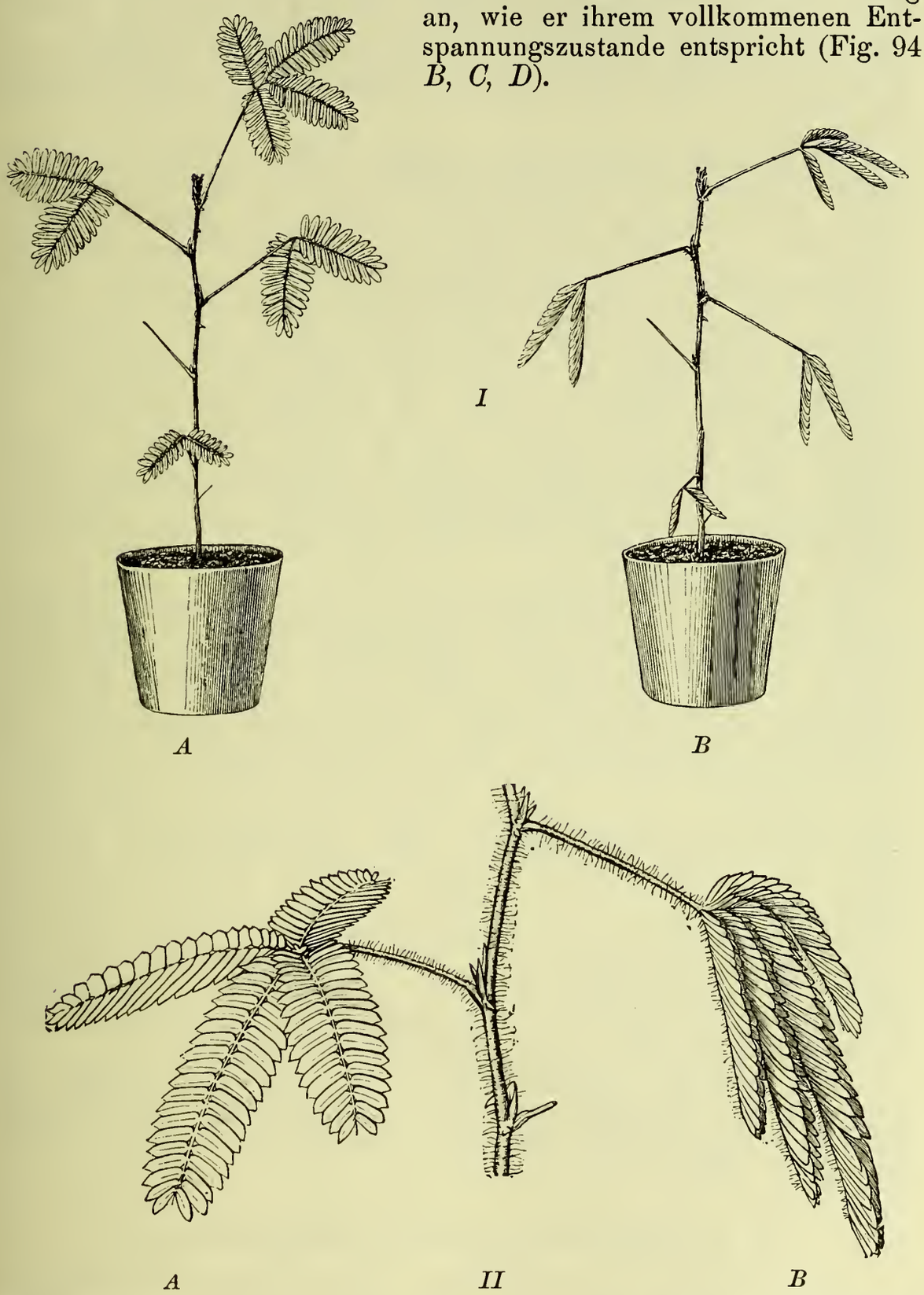


Fig. 95. Mimosa pudica. *I* Ganze Pflanze *A* in Tagstellung, *B* in Nachtstellung. *II* *A* Ein Zweig in ungestörtem Zustande (= Tagstellung), *B* ein Zweig desselben Stengels in gereiztem Zustande (= Nachtstellung). *II* Nach Detmer.

Bei den Pflanzenbewegungen, die hier in Betracht kommen, findet nun ausschlieſslich dadurch eine Veränderung des Turgors statt, daſs

der Primordialschlauch bestimmter Zellen aus irgend einem Grunde sich kontrahiert, in der Weise, dafs Wasser aus der Zelle ausgepreſst wird, ein Vorgang, der nach einiger Zeit wieder aufhört, so dafs der Turgor dann in demselben Mafse, wie die Kontraktion nachläſst, von neuem steigt. So tritt also unter gewissen Umständen eine plötzliche Verminderung des Turgors und damit eine Verkleinerung der Zelle ein, und erst allmählich stellt sich der frühere Zustand wieder her.

Damit auf diesem Prinzip basierend, an einer Pflanze eine makroskopische Bewegung zu stande kommen kann, müssen die Zellen, welche die Turgeszenzveränderungen erfahren, in bestimmter Weise angeordnet sein. Stellen wir uns vor, wir hätten schematisch zwei parallel aneinander gelagerte Reihen von Zellen, von denen die eine plötzlich den Turgor ihrer Zellen verringert, so dafs die Zellen kleiner werden, während die Zellen der andern Reihe ihren Turgor unverändert beibehalten, so ist die Folge, dafs sich die erstere Reihe verkürzen mufs. Dadurch kommt nach einfachen mechanischen Prinzipien eine Krümmung zu stande, die ihre Konkavität an der verkürzten Seite hat. Die andere Seite ist dabei passiv etwas gedehnt worden. Findet daher später wieder eine allmähliche Steigerung des Turgors und eine Wiederverlängerung der Zellen auf der verkürzten Seite statt, so wird die Elastizität der andern Seite die Wiederstreckung wirksam mit unterstützen.

Solche Turgeszenzverminderung tritt nun bei vielen Pflanzen, sowohl spontan als auch durch Erschütterungen etc. hervorgerufen, oft sehr plötzlich ein, und die Folge davon ist eine plötzliche Bewegung gewisser Pflanzenteile. Dabei ist in den meisten Fällen die Anordnung und Gestalt der Zellen, welche durch Veränderung ihres Turgors die Bewegung hervorrufen, eine sehr komplizierte. Es sind in der Regel an der Basis der beweglichen Blätter oder Blattstiele kleine Knötchen oder „Polster“ entwickelt, deren Zellen ihren Turgor sehr schnell herabsetzen können. Eins der bekanntesten Beispiele dieser Art ist die Bewegung der Blattstiele bei der „sensitiven“ Mimosa pudica, die im „wachen“ Zustande, d. h. am Tage, ihre Blattstiele aufgerichtet und ihre Blättchen ausgebreitet (Fig. 95 *IA* und *IIA*), im „Schlafzustande“, d. h. Nachts, aber die Blattstiele gesenkt und die Blättchen nach oben zusammengefaltet hält (Fig. 95 *IB* und *IIB*). Erschüttert man eine Mimose im wachen Zustande stark, so tritt bei Tage die Nachtstellung ganz plötzlich ein.

Auf demselben Prinzip beruhen die zahlreichen anderen Bewegungen der „sensitiven“ Pflanzen, wie der Blätter des Klees, der Staubfäden der Berberitze, der insektenfangenden Organe der „fleischfressenden“ Pflanzen u. a. m.

d. Bewegungen durch Veränderung des spezifischen Gewichts.

Es gibt unter den wunderbaren, meist glasartig durchsichtigen Tierformen, welche eine pelagische Lebensweise in den oberen Schichten der Meere führen und in neuerer Zeit als „Plankton“ Objekt eingehender Forschung geworden sind, eine ganze Reihe, die mit der merkwürdigen Fähigkeit begabt sind, ohne Gebrauch irgend welcher Lokomotionsorgane im Meere langsam in die Höhe zu steigen oder in die Tiefe zu sinken. Es sind besonders die Gruppen der Radiolarien,

Ktenophoren und Siphonophoren. Auch unter den einzelligen Organismen des süfsen Wassers besitzen einige, wie Actinosphaerium, diese Fähigkeit. Da sich jede äufsere Ursache, etwa Strömungen des Wassers etc., für dieses geheimnisvolle Schweben ausschliefsen läfst, und da eine Bewegung von besonderen Organen am Körper nicht daran beteiligt ist, so kann diese Erscheinung nur auf Veränderungen des spezifischen Gewichts beruhen, und das ist in der Tat auch nachgewiesen worden.

Wie wir bereits früher gesehen haben, ist das Protoplasma der Zellen an sich stets etwas schwerer als Wasser[1]). Es kann also eine Zelle, die am Boden liegt, sich nur erheben, wenn im Protoplasma Stoffe auftreten und angehäuft werden, die spezifisch leichter sind als Wasser.

Es ist bekannt, dafs gewisse Rhizopoden des Süfswassers, besonders die mit zierlichem Gehäuse versehenen Arcellen und Difflugien, welche für gewöhnlich am Boden der Pfützen und Teiche zwischen Schlammteilchen und faulen Blättern umherkriechen und spezifisch schwerer sind als Wasser, sich aktiv erheben können, indem sie eine Kohlensäureblase in ihrem Protoplasmakörper entwickeln und, wenn sie grofs genug geworden ist, wie ein kleiner Luftballon an die Oberfläche steigen, eine Tatsache, die Engelmann[2]) zuerst genauer untersucht hat. Man kann bisweilen in einem Kulturgefäfs, wenn bestimmte Bedingungen die Entwicklung einer Kohlensäureblase im Protoplasma der Difflugien begünstigen, ein epidemisches Aufsteigen der Individuen vom Boden nach der Oberfläche beobachten. Wird die Kohlensäure dann durch Diffusion wieder abgegeben, so sinken die Difflugien wieder zu Boden. Dadurch kann in der Natur ein ganz beträchtlicher Standortwechsel entstehen, der, wenn die Protisten einmal unter ungünstige Lebensbedingungen geraten sind, unter Umständen grofsen Nützlichkeitswert für sie gewinnen kann.

Auf analoge Weise kommt das Steigen und Sinken der Radiolarien und aller Wahrscheinlichkeit nach auch der Ctenophoren und mancher anderen pelagischen Tiere zu stande. Thalassicolla nucleata z. B. ist ein grofses kugelrundes Radiolar von 3—4 mm Gröfse, das eine einzige Zelle repräsentiert, deren Kern, von Protoplasma umgeben, in einer runden „Zentralkapsel“ gelegen ist (Fig. 96). Das gesamte extrakapsuläre Protoplasma ist von unzähligen Vakuolen durchsetzt, so dafs es wie eine Schaummasse erscheint, die nach aufsen hin durch eine solide Gallertschicht vom Meerwasser abgegrenzt ist. Diese Vakuolenschicht ist dasjenige Element der Zelle, welches spezifisch leichter ist, als das Meerwasser, und die ungestörte Thalassicolla an der Oberfläche des Meeres schwebend erhält[3]). Man kann sich davon durch vivisektorische Ausschaltung der einzelnen Bestandteile der Thalassicollenzelle, also durch Abtragung der Gallertschicht, durch Isolierung der Vakuolenschicht und Exstirpation der Zentralkapsel mit ihrem Inhalt leicht überzeugen. Alle Bestandteile sinken

---

[1]) Vergl. pag. 103.

[2]) Engelmann: „Beiträge zur Physiologie des Protoplasmas.“ In Pflügers Arch. Bd. 2. 1869.

[3]) K. Brandt: „Die koloniebildenden Radiolarien des Golfes von Neapel“ etc. Herausgegeben von der zoologischen Station zu Neapel. Berlin 1885.

isoliert stets im Meerwasser zu Boden; nur die Vakuolenmasse bleibt an der Oberfläche schweben und kehrt beim Untertauchen immer hierher zurück[1]). Dem entsprechend beginnt die ganze Thalassicolla, sobald die Vakuolenschicht durch Zerplatzen der Vakuolen zusammenschmilzt, wie das infolge von Reizung, in der Natur speziell von heftigem Wellenschlag, stattfindet, zu sinken. Dann fällt die Zelle in ruhigere Tiefen und ist so vor gänzlicher Zerstörung geschützt, denn die Vakuolenschicht kann wieder regeneriert werden, und indem sie an Volumen zunimmt, steigt die Thalassicolla bei ruhigem Wetter aus ihrer sicheren Tiefe wieder in die sonnige Höhe. Die grofse Bedeutung dieser Bewegungsart für das Leben der pelagischen Organismen liegt hiernach auf der Hand.

Es fragt sich aber nunmehr, wodurch der Inhalt der Vakuolen spezifisch leichter wird als das umgebende Meerwasser. Die Ursache für die Entstehung der Vakuolen, deren Neubildung man an jeder isolierten Zentralkapsel leicht beobachten kann, liegt, wie wir wissen,

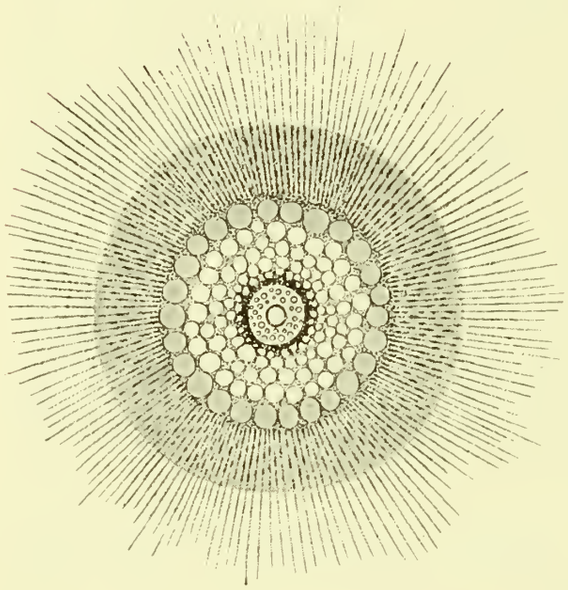


Fig. 96. Thalassicolla nucleata, eine kugelförmige Radiolarienzelle im Querschnitt. In der Mitte der von schwarzem Pigment umgebenen Zentralkapsel liegt der bläschenförmige Zellkern. Die Zentralkapsel ist umgeben von der Vakuolenschicht, die von einer Gallertzone eingehüllt wird und durch die letztere hindurch sonnenstrahlenartig fadenförmige Pseudopodien entsendet.

darin, dafs sich im Protoplasma zerstreut osmotisch wirksame Stoffe anhäufen, welche bewirken, dafs Wasser von aufsen her zu ihnen durch das Protoplasma hereintritt. In demselben Mafse wie die Bildung und Konzentration der osmotisch wirksamen Stoffe im Protoplasma zunimmt, wird die Gröfse der Vakuolen wachsen, denn es mufs stets ein Ausgleich des osmotischen Drucks zwischen der Vakuolenflüssigkeit und dem umgebenden Meerwasser stattfinden, d. h. die Vakuolenflüssigkeit mufs stets dieselbe Anzahl von Molekülen in sich gelöst enthalten wie das Meerwasser. Wir werden aber annehmen müssen, dafs in der Vakuolenflüssigkeit, wenn auch die gleiche Anzahl von Molekülen, so doch Moleküle anderer Stoffe gelöst sind, als im Meerwasser. Wenn wir uns daher vorstellen, dafs ein Teil der in der Vakuolenflüssigkeit gelösten Stoffe ein sehr geringes spezifisches Gewicht hat, so wird es verständlich, wie der Vakuoleninhalt im ganzen auch spezifisch leichter sein kann, als das umgebende Meerwasser. In der

[1]) Verworn: „Über die Fähigkeit der Zelle, aktiv ihr spezifisches Gewicht zu verändern.“ In Pflügers Arch. f. d. ges. Physiologie Bd. 53. 1892.

Tat hat es K. Brandt[1]) vor kurzem höchst wahrscheinlich gemacht, dafs es auch hier die vom Protoplasma produzierte Kohlensäure ist, welche, in der Vakuolenflüssigkeit gelöst, das spezifische Gewicht derselben unter das des Meerwassers herabdrückt. Ist daher die Vakuolenschicht bis zu einem gewissen Grade entwickelt, so wird auch das spezifische Gewicht der ganzen Radiolarienzelle geringer sein als das des Meerwassers, d. h. die Radiolarienzelle wird an der Oberfläche schweben. Wird die Masse der Vakuolenschicht durch Zerplatzen der Vakuolen verringert, oder wird die Produktion der Kohlensäure in der Kälte, wo der Stoffwechsel auf ein Minimum herabsinkt, stark vermindert, so werden die Radiolarien unter Umständen wieder in die Tiefe sinken.

e. Bewegungen durch Sekretion.

Die Bewegungen, welche durch Sekretion von seiten der Zelle zu stande kommen, sind auf wenige Organismengruppen beschränkt, besonders auf die Algengruppen der Desmidiaceen und Oscillarien. Das Prinzip dieses Bewegungsmodus ist überaus einfach. Es besteht lediglich darin, dafs eine auf einer Unterlage aufliegende Zelle an einer bestimmten Stelle ihrer Oberfläche und nach einer bestimmten Richtung hin eine Sekretmasse, meist schleimiger Natur, hervorquellen läfst, die an der Unterlage festklebt, so dafs sich der bewegliche Zellkörper dadurch nach einer bestimmten Richtung hin vorwärts stöfst, wie der Fischer sein Boot mit einer Stange vom Grunde abstöfst. Dauert die Sekretion kontinuierlich an, so gleitet die Zelle langsam auf der Unterlage dahin.

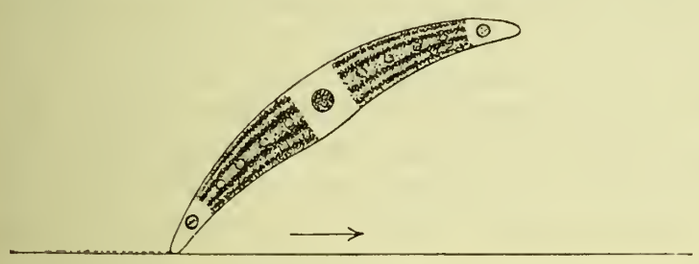


Fig. 97. Closterium, eine Desmidiacee, die sich durch Sekretion von Schleim auf der Unterlage fortschiebt. Das nicht sezernierende Ende pendelt frei im Wasser.

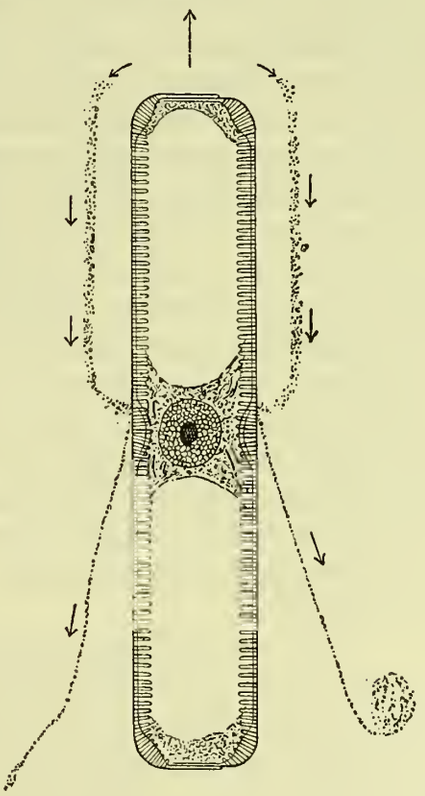


Fig. 98. Diatomee mit ausgestofsenen Schleimfädchen. Nach Bütschli.

Fig. 98.

In dieser Weise bewegen sich z. B. die Desmidiaceen. Das mondsichelförmige Closterium (Fig. 97), das wir schon bei der Betrachtung der Brownschen Molekularbewegung kennen lernten, sezerniert an den beiden Enden seines einzelligen Körpers einen schleimigen Stoff. Während es dabei mit dem einen Ende an der Unterlage haftet, schwebt das andere Ende frei pendelnd im Wasser,

[1]) K. Brandt: „Biologische und faunistische Untersuchungen an Radiolarien und anderen pelagischen Tieren.“ In Zoolog. Jahrbücher Bd. IX.

so dafs der ganze Zellkörper unter einem bestimmten Winkel schräg von der Unterlage nach oben aufgerichtet steht. Mit dem anhaftenden Ende schiebt sich das Closterium, wie KLEBS[1]) und ADERHOLD[2]) gezeigt haben, durch Ausscheidung einer schleimigen Sekretmasse langsam vorwärts (Fig. 97), indem es seinen Neigungswinkel zur Unterlage im wesentlichen beibehält. Ab und zu wechselt es beim Vorwärtsgleiten mit seinen beiden Polen ab, indem der freipendelnde Pol sich senkt, anhaftet und sezerniert, während der vorher anhaftende Pol sich erhebt und frei pendelt. So rückt die Alge allmählich auf ihrer Unterlage vorwärts.

Über die Bewegung der Diatomeen, jener kleinen, braunen, schiffchen- oder stäbchenförmigen Algen, die mit einer äufserst zierlichen Kieselschale versehen und im Süfs- und Seewasser in ungeheurer Formenzahl verbreitet sind, ist bereits eine kaum noch übersehbare Literatur entstanden. Man sieht diese einzelligen Wesen, wenn man sie in einem Wassertropfen auf einem Objektträger beobachtet, in der Richtung ihrer Längsachse manchmal langsamer, manchmal schneller auf ihrer Unterlage in eigentümlicher, zögernder Weise vorwärtsgleiten und dann bisweilen wieder mit dem entgegengesetzten Pol voran nach entgegengesetzter Richtung zurückgehen, ohne dafs es gelingt, irgend welche Bewegungsorgane an dem Körper zu entdecken. Die zahllosen Forscher, die, wie MAX SCHULTZE, ENGELMANN u. a., sich mit dieser anmutigen Bewegungserscheinung beschäftigt haben, sind zu den auseinanderweichendsten Ansichten über ihre Entstehung gekommen. Neuerdings schien es nach den Arbeiten von BÜTSCHLI[3]) und LAUTERBORN[4]), als ob sie ebenfalls auf dem gleichen Prinzip der Ausstofsung eines schleimigen Sekrets beruhte. In der Tat gelang es BÜTSCHLI und LAUTERBORN, zu zeigen, dafs gewisse Diatomeenformen von einer Gallerthülle umgeben sind und eigentümliche Sekretfäden ausstofsen, die durch anhaftende Tuschekörnchen sichtbar gemacht werden können (Fig. 98). Allein die sehr eingehenden Untersuchungen von O. MÜLLER[5]) in der letzten Zeit haben ergeben, dafs diese Fäden jedenfalls nur eine untergeordnete Bedeutung für die Fortbewegung der Diatomeen haben, und dafs der Bewegungsmodus dieser kleinen Algenzellen ein viel komplizierterer sein dürfte, der sich möglicherweise mehr der Bewegung durch Protoplasmaströmung anschliefst.

Von den langen fadenförmigen Oscillarien, die aus vielen, in einer Reihe hintereinander angeordneten Zellen bestehen, und die als blaugrüne Fäden in gleicher Weise langsam im Wasser kriechen, wie die Diatomeen, scheint es indessen, dafs sie sich wirklich durch Ausscheidung eines Sekrets auf der Unterlage vorwärts schieben, und von den Gregarinen (Fig. 23*b* pag. 83), jenen parasitär lebenden ein-

---

[1]) G. KLEBS: „Über Bewegung und Schleimbildung der Desmidiaceen.“ In Biol. Zentralbl. Bd. 5, Nr. 12.

[2]) ADERHOLD: „Beitrag zur Kenntnis richtender Kräfte bei der Bewegung niederer Organismen.“ In Jen. Zeitschr. f. Naturwissensch. Bd. 15, N. F. 1888.

[3]) BÜTSCHLI: „Die Bewegung der Diatomeen.“ In Verhandl. d. naturhistor. med. Vereins zu Heidelberg. N. F. Bd. 4, Heft 5. 1892.

[4]) R. LAUTERBORN: „Zur Frage nach der Ortsbewegung der Diatomeen.“ In Ber. d. Deutschen Bot. Ges. Bd. 11. 1894.

[5]) OTTO MÜLLER: „Die Ortsbewegung der Bacillariaceen.“ I, II, III, IV und V. In Ber. d. Deutschen Bot. Ges. 1893, 1894, 1896 und 1897.

zelligen Organismen, die ebenfalls ohne besondere Bewegungsorgane sehr langsam gleitende Bewegungen ausführen, hat Schewiakoff in neuerer Zeit das gleiche gezeigt.

f. Bewegungen durch Wachstum.

Die Bewegungen, welche mit dem Wachstum der Zellen verbunden sind, brauchen wir nur kurz zu berühren, denn ihr Prinzip bedarf weiter keiner Erläuterung. Mit jedem Wachstum gehen Bewegungen einher, denn indem eine Zelle an Volumen zunimmt, dehnt sie sich aus. Die Wachstumsbewegungen sind also aller lebendigen Substanz eigen, aber sie verlaufen fast immer so langsam, dafs man sie mit den Augen kaum verfolgen kann. Vergleicht man dagegen die wachsenden Objekte innerhalb gröfserer Zeiträume mit ihrem Anfangsstadium, betrachtet man erst das keimende Samenkorn und dann die Pflanze, die sich daraus entwickelt hat, mit allen ihren Zweigen, Blättern und Blüten, so liegt es auf der Hand, dafs dabei umfangreiche Bewegungen stattgefunden haben, durch die das Baumaterial an die Stellen, wo es angelagert ist, hintransportiert werden mufste. Besonders deutlich erkennt man auch die Wachstumsbewegungen an langen Pflanzenstengeln oder Ranken, wenn die Zellen auf der einen Seite schneller wachsen oder sich schneller vermehren als auf der anderen Seite, so dafs auf diese Weise Krümmungen zu stande kommen. Am augenfälligsten aber sind die durch das Wachstum verursachten Bewegungen in den Fällen, wo die beim Wachsen produzierte mechanische Energie nicht dauernd frei abgegeben, sondern in potentieller Form aufgehäuft und schliefslich durch irgend einen auslösenden Reiz plötzlich in kinetische Energie übergeführt wird, wie das am schönsten bei den Samen und Früchten gewisser Pflanzen, z. B. von Impatiens, hervortritt, die bei Berührung plötzlich mit einer Schleuderbewegung aufplatzen und ihren Inhalt herausschnellen. Es ist nicht nötig, auf den Modus der Wachstumsbewegungen noch weiter einzugehen, da ihr Prinzip ja ohne weiteres klar ist, und da sie einem auf Schritt und Tritt in der lebendigen Natur begegnen. Dafs auch die Wachstumsvorgänge gewaltige Energiewerte erzeugen, wird am anschaulichsten, wenn man daran denkt, wie Bäume, die zwischen Felsen wachsen, mit ihren Wurzeln grofse Steinmassen auseinanderzusprengen vermögen.

g. Bewegungen durch Kontraktion und Expansion.

Die Bewegungen schliefslich, die durch Kontraktion und Expansion des Zellkörpers entstehen und die man gewöhnlich kurz als „Kontraktionserscheinungen“ bezeichnet, unterscheiden sich von allen anderen organischen Bewegungsmodis dadurch, dafs sie auf Oberflächengestaltsveränderungen der lebendigen Substanz selbst beruhen, welche mit gegenseitigen Lageverschiebungen ihrer Teilchen verbunden sind, und zwar verlaufen alle Kontraktionserscheinungen in zwei Phasen der Bewegung, in der „Kontraktionsphase“ und der „Expansionsphase“. Bei der Kontraktion verlagern sich die Teilchen der lebendigen Substanz so gegeneinander, dafs die Masse eine geringere Oberfläche annimmt, bei der Expansion dagegen so, dafs dieselbe Masse sich auf eine gröfsere Oberfläche verteilt. Nur der Wechsel zwischen Kontraktions- und Expansionsphasen ermöglicht dauernde Bewegungserscheinungen.

Es liegt auf der Hand, dafs nur Körper von mehr oder weniger flüssiger Beschaffenheit eine solche Bewegung zeigen können, bei der die Veränderung der Oberflächengestalt durch Umlagerung der einzelnen Teilchen gegeneinander zu stande kommt. Nur ein Flüssigkeitstropfen kann seine Oberfläche durch Umlagerung seiner Teilchen verringern oder vergröfsern, indem er kuglig wird oder sich ausbreitet, je nachdem seine „Oberflächenspannung" ringsherum gleich ist oder an einzelnen Stellen gröfser, an anderen geringer wird. Ein fester und starrer Körper, selbst wenn er elastisch ist, kann Kontraktionserscheinungen dieser Art nicht hervorbringen, da seine Teilchen ihre Lage nicht untereinander vertauschen können. Es ist daher für das Zustandekommen der Kontraktionserscheinungen von fundamentaler Bedeutung, dafs die lebendige Substanz eine flüssige Konsistenz besitzt. Wie wir schon früher fanden, ist in der Tat alle lebendige Substanz mehr oder weniger flüssig, ein Umstand, der durch den hohen Prozentgehalt an Wasser bedingt ist, und es ist daher die verbreitete Auffassung, dafs überhaupt alle lebendige Substanz „Kontraktilität" besitzt, d. h. Kontraktionsbewegungen auszuführen im stande ist, durchaus begründet, wenn wir auch viele Zellen kennen, wie gewisse Algenzellen, Bakterienzellen etc., die, trotzdem sie ein intensives Leben besitzen, doch, weil sie von einer starren Membran umgeben sind, keine Kontraktionserscheinungen zum Ausdruck bringen können. Die Kontraktilität, d. h. die Fähigkeit, Kontraktionsbewegungen auszuführen, ist aber eine allgemeine Eigenschaft aller lebendigen Substanz und erfordert daher eingehendes Interesse.

Wir können unter den Bewegungserscheinungen, die durch Kontraktion und Expansion nach dem eben charakterisierten Prinzip zu stande kommen, je nach der eigentümlichen Differenzierung des Substrats, an dem sie beobachtet werden, drei Gruppen unterscheiden, die wir bezeichnen als:

Amöboïde Bewegung (Protoplasmaströmung),
Muskelbewegung (Bewegung der glatten und quergestreiften Muskelfasern),
Flimmerbewegung (Geifselbewegung, Wimperbewegung).

* * *

Die amöboïde Bewegung, die ursprünglichste Form der Kontraktionserscheinungen, finden wir überall da, wo es sich um nackte Protoplasmamassen handelt, um Zellen, deren Protoplasmakörper von keiner Zellmembran umschlossen ist oder, wie bei den Pflanzenzellen, in der Zellmembran freien Raum zur Bewegung besitzt. Es sind das also vor allem die mannigfaltigen Vertreter der grofsen Protistengruppe der Rhizopoden (Fig. 99 u. 102), ferner im tierischen Zellenstaat die Leukocyten und amöboïden Wanderzellen der verschiedensten Art (Fig. 100), sowie die amöboïden Eizellen gewisser Tiere, wie der Schwämme (Fig. 18 *a* pag. 82), ferner die Pigmentzellen der verschiedensten Organe[1]) (Fig. 101), die Darmepithelzellen (Fig. 48

[1]) Die in neuerer Zeit mehrfach geäufserte Ansicht, dafs es sich bei den Bewegungen der Pigmentzellen allein um eine Wanderung der Pigmentkörperchen handle, ohne eine gleichzeitige Formveränderung des Protoplasmakörpers, hat bisher keine genügende Stütze erhalten.

pag. 156) und schliefslich die verschiedenartigsten Pflanzenzellen (Fig. 25 *a, b, c* pag. 88 u. Fig. 38 pag. 101). Als Typus kann uns die Bewegung der Amöben selbt dienen (Fig. 99), jener niedrigsten aller Lebensformen, deren formwechselnder Zellkörper bereits alle Rätsel des Lebens in sich birgt. Mit einer Pipette in einem Wassertropfen vom Grunde eines Teiches genommen und auf einer Glasplatte unter das Mikroskop gebracht, erscheint uns die Amöbenzelle als kleines graues, halbdurchscheinendes Tröpfchen von mehr oder weniger ausgesprochener Kugelform, in dessen zentraler Masse der Zellkern und meist eine kontraktile Vakuole von einem mehr oder weniger körnigen „Endoplasma“ umgeben liegt, während die periphere Schicht von einem mehr hyalinen „Exoplasma“ gebildet wird. Behalten wir diesen Tropfen lebendiger Substanz einige Zeit im Auge, so sehen wir, wie sich an irgend einer Stelle der Oberfläche die Kugelmasse vorwölbt,

Fig. 99. Amöbe in acht aufeinanderfolgenden Stadien der Bewegung.

so dafs über der Kugeloberfläche ein lappenförmiger Vorstofs erscheint, der nun immer gröfser wird und sich immer weiter und weiter ausstreckt, indem immer mehr Protoplasma in ihn nachfliefst, eine Erscheinung, die von den peripheren Teilen aus nach dem Zentrum hin um sich greift, so dafs eine dauernde Strömung vom Zentrum nach der Peripherie in den Ausläufer, das sogenannte „Pseudopodium“, hinein stattfindet (Fig. 99). Häufig fliefst die ganze Protoplasmamasse der Amöbe in diesen einen lappigen Vorstofs nach, so dafs der Amöbenkörper eine einzige langgestreckte Masse bildet, wie man das besonders bei der Amoeba limax beobachtet; häufig aber wird die zentrifugale Protoplasmaströmung des eben gebildeten Pseudopodiums unterbrochen, während sich gleichzeitig an irgend einer anderen Stelle der Oberfläche ein zweites Pseudopodium in gleicher Weise durch zentrifugales Vorfliefsen des Protoplasmas in das Medium hinein bildet, und diesem kann wieder ein drittes folgen, so dafs die Amöbe nach den verschiedensten Richtungen hin ihre Substanz vorfliefsen läfst, bald hierhin, bald dorthin, und ihre Oberfläche auf diese

Weise bedeutend vergrößert. Dieses „Ausstrecken der Pseudopodien“, das Vorfließen der lebendigen Substanz in das Medium hinein, repräsentiert die Expansionsphase. Während sich ein neues Pseudopodium ausstreckt, fließt gewöhnlich das Protoplasma aus einem anderen wieder von der Peripherie her nach dem Zentrum zurück, um das Material für ein neues zu liefern: das alte Pseudopodium wird eingezogen. Diese „Einziehung der Pseudopodien“, das zentripetale Zurückfließen des Protoplasmas und die damit verbundene Wiederverringerung der Oberfläche repräsentiert die Kontraktionsphase. Ziehen sich alle Pseudopodien ein, so nimmt die Amöbenzelle wieder Kugelform an. Die Kugelform ist also Ausdruck vollkommenster Kontraktion bei nackten Protoplasmamassen. Während des ungestörten Zustandes treten aber gewöhn-

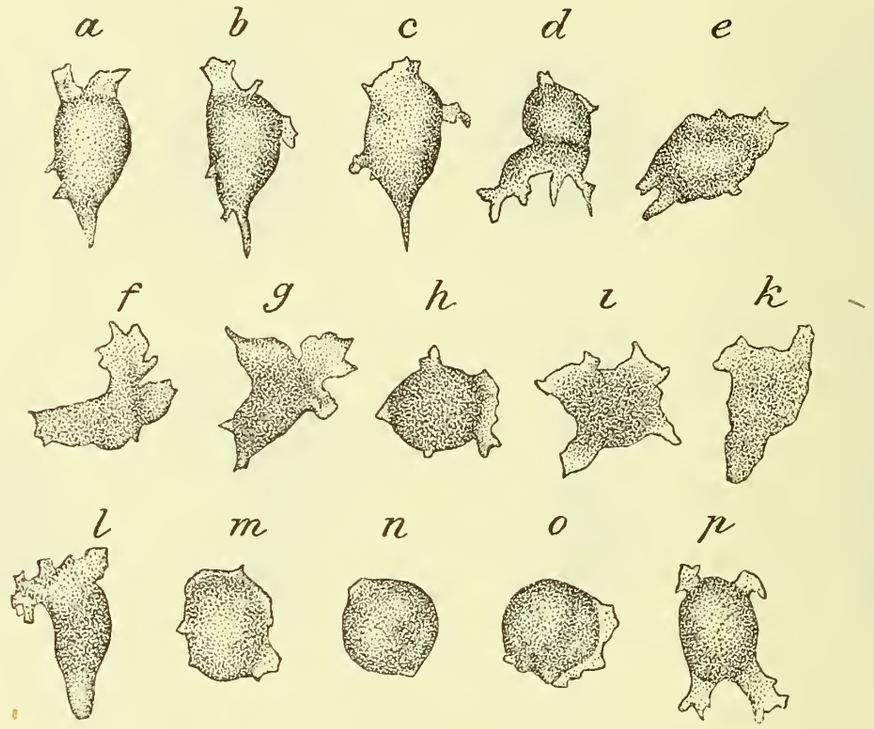


Fig. 100. Leukocyt (weifses Blutkörperchen) vom Frosch in verschiedenen Bewegungszuständen. Nach Engelmann.

lich bei derselben Amöbe gleichzeitig an verschiedenen Stellen der Oberfläche bald Kontraktionen, bald Expansionen ein. Eine Präformation der Pseudopodien ist also nicht vorhanden; es fließt bald hier, bald dort Substanz vor, mischt sich fortwährend durcheinander und fließt wieder zurück, und dies wechselvolle Spiel ist die amöboïde Bewegung.

Die Form der Pseudopodien ist bei den verschiedenen amöboïden Protoplasmamassen überaus verschieden, je nach der speziellen Konsistenz, Zusammensetzung etc. der lebendigen Substanz. Wie wir bereits gesehen haben[1]), finden wir z. B. unter der Formenfülle der Rhizopodenzellen kurze stumpfe, lappig zerschlitzte, dicke fingerförmige, dünne dornenförmige, gerade strahlenartige, lange fadenförmige, baumartig verästelte und netzartig verzweigte Pseudopodienformen. Aber

[1]) Vergl. pag. 81.

alle diese durch zahllose Übergänge miteinander verbundenen Pseudopodienformen entstehen auf die gleiche Weise, indem das Protoplasma vom zentralen Zellkörper in zentrifugaler Richtung in das Medium hinein vorströmt. Demgemäfs mufs es bei den Formen mit langen fadenförmigen Pseudopodien, wie den Foraminiferen (z. B. Orbitolites, Fig. 102) einen sehr langen Weg zurücklegen vom Zentrum bis zur Spitze eines sich immer weiter und weiter verlängernden Pseudopodienfadens, so dafs man auf diesen feinen Fäden das Protoplasma mit seinen Körnchen etc. unter dem Mikroskop strömen sieht, wie das Wasser eines langsam fliefsenden Stromes; ein äufserst anmutiges

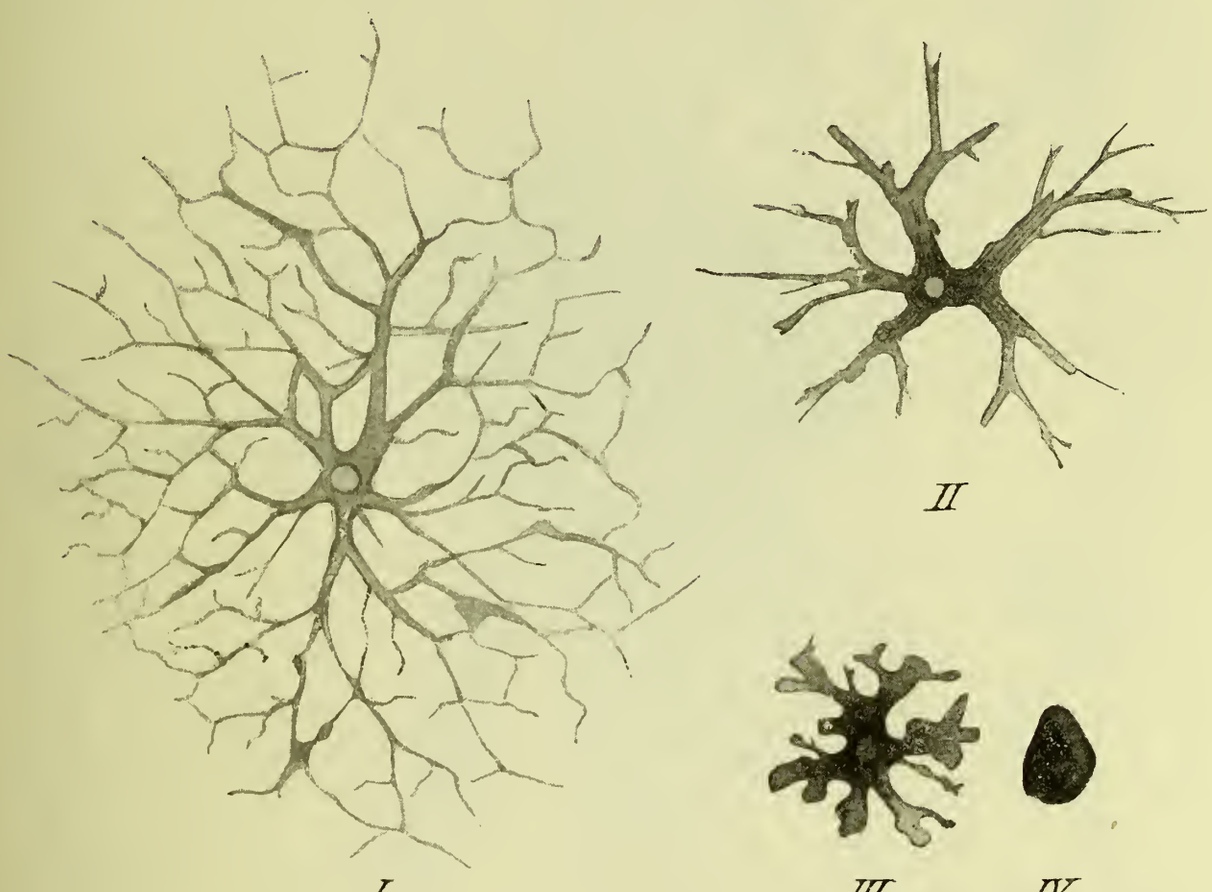
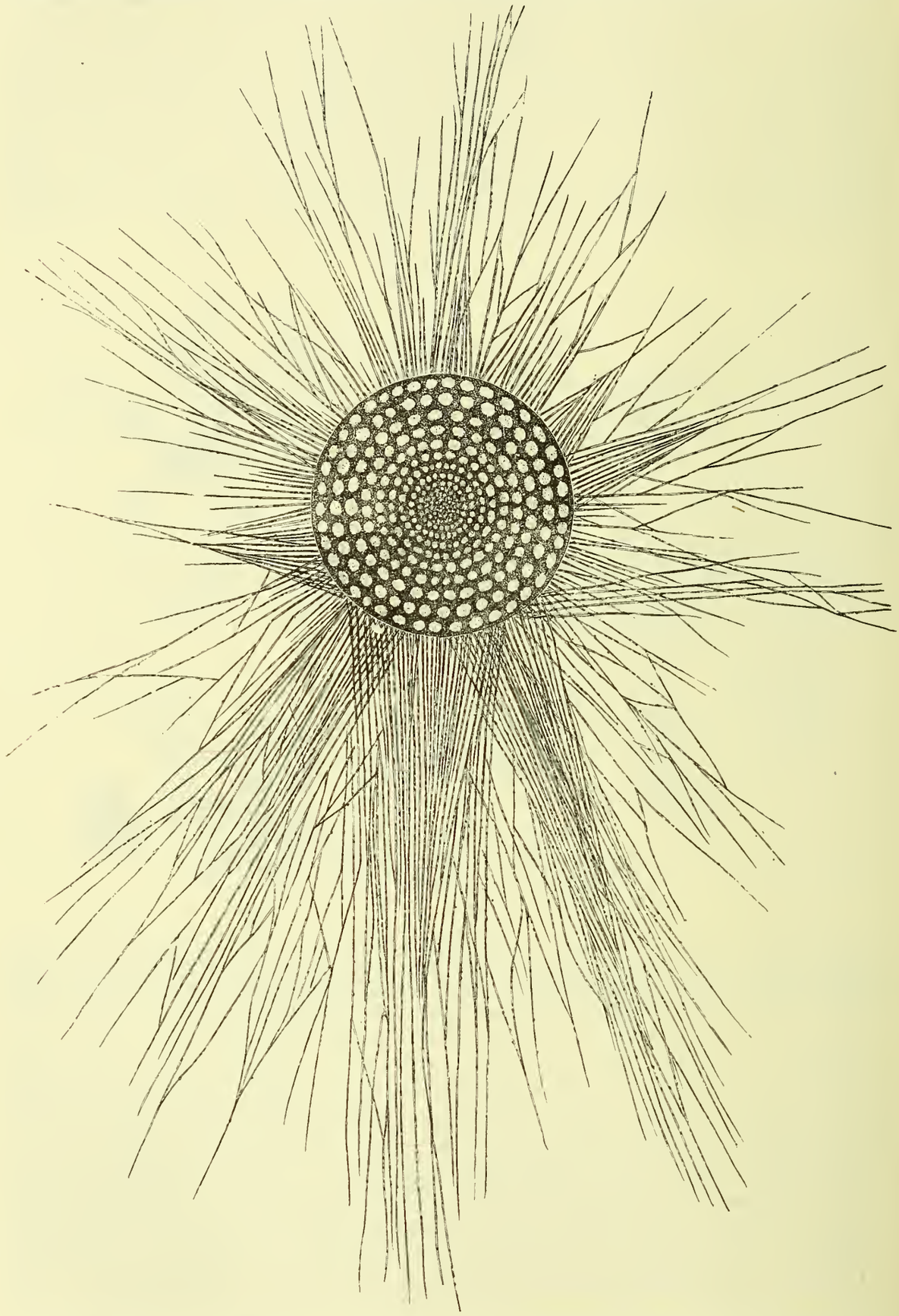


Fig. 101. Pigmentzellen aus der Haut des Frosches. *I* Ausgebreitete, *II* schwach kontrahierte, *III* stärker kontrahierte, *IV* vollkommen kontrahierte Pigmentzelle. Der helle Fleck im zentralen Zellkörper ist der Zellkern.

Phänomen, das seine Anziehungskraft auf den Beobachter immer wieder von neuem ausübt und von Dujardin[1]), Max Schultze[2]) und Haeckel[3]) als „Körnchenströmung“ oder „Protoplasmaströmung“ in unübertrefflicher Weise geschildert worden ist. Bei der Einziehung dieser langen, fadenförmigen Pseudopodien müssen dann die Protoplasmateilchen wieder den gleichen Weg in umgekehrter, also zentripetaler Richtung zurücklegen. Betrachtet man Pseudopodienfäden, die schon ziemlich weit und längere Zeit ausgestreckt sind, so bemerkt man auf

[1]) Dujardin: „Histoire naturelle des Zoophytes-Infusoires.“ Paris 1841.
[2]) Max Schultze: „Der Organismus der Polythalamien.“ Leipzig 1854.
[3]) Haeckel: „Die Radiolarien.“ Berlin 1862.

Fig. 102. Orbitolites complanatus, eine Rhizopodenzelle aus dem Roten Meer (kleines Exemplar, ca. 40 mal vergr., natürl. Gröfse der ausgewachsenen Exemplare durchschnittlich 5 mm). Der zentrale Protoplasmakörper steckt in einer runden, scheibenförmigen Kalkschale, die aus zahllosen, im wesentlichen zu konzentrischen Ringen angeordneten Kammern besteht. Das Protoplasma jeder Kammer enthält einen oder wenige Zellkerne. An der Peripherie der Kalkschale treten zahlreiche feine, gerade Pseudopodienfäden heraus, die bei grofsen Exemplaren oft fast 20 mm Länge erreichen, sich mehrfach verzweigen und auch untereinander verschmelzen. Auf den Pseudopodien sieht man die Protoplasma- und Körnchenströmung in schönster Entwicklung.



ihnen stets zweierlei Strömungen, eine zentrifugale und eine zentripetale, die erstere an dickeren Pseudopodien deutlich an der Peripherie, die letztere in der Achse des Pseudopodienstranges. Je nachdem die erstere oder die letztere überwiegt, streckt sich oder verkürzt sich allmählich das Pseudopodium. Sind beide gleich stark, so bleibt das Pseudopodium bei gleicher Länge ausgestreckt. So können wir gerade bei den langen, fadenförmigen Pseudopodien der Foraminiferen, wie Orbitolites (Fig. 102) die Expansions- und Kontraktionserscheinungen aufserordentlich leicht in ihren Einzelheiten studieren. Immer besteht die Expansionsphase, d. h. die Ausstreckung der Pseudopodien, in einem zentrifugalen Vorfliefsen der lebendigen Substanz in das umgebende Medium hinein, die Kontraktionsphase, d. h. die Einziehung der Pseudopodien dagegen in einem zentripetalen Zurückfliefsen von der Peripherie nach dem zentralen Zellkörper. Die Expansionsphase ist charakterisiert durch Vergröfserung der Oberfläche, die Kontraktionsphase durch Streben nach der Kugelgestalt.

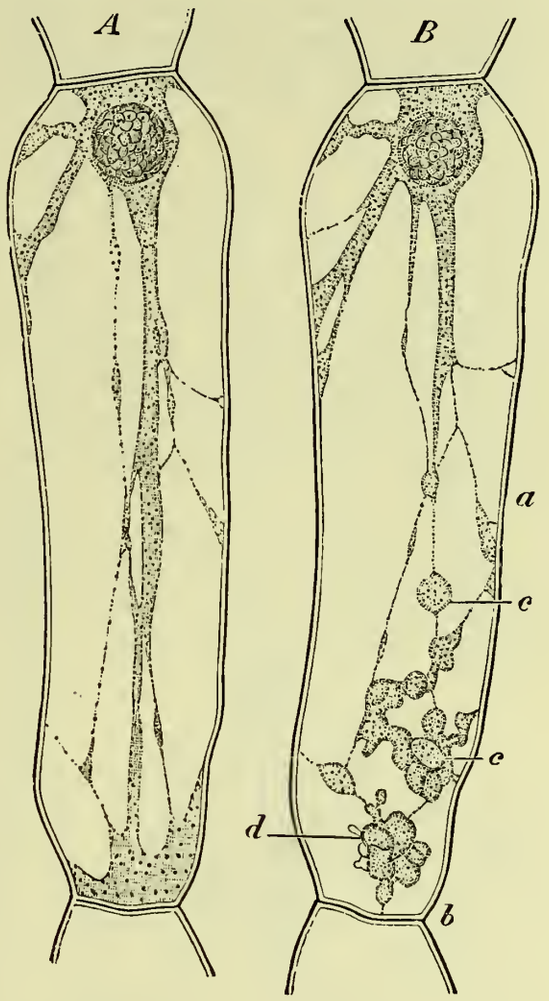


Fig. 103. Zelle aus den Staubfädenhaaren von Tradescantia virginica. *A* Ruhige Protoplasmaströmung auf den Protoplasmasträngen. *B* Das Protoplasma hat sich nach Reizung zu Klumpen und Kugeln bei *a*, *b*, *c*, *d* kontrahiert. Nach Kühne.

Demselben Schema reiht sich auch die Protoplasmaströmung in den Pflanzenzellen an. Eine Zelle aus den Staubfädenhaaren von Tradescantia virginica stellt eine zylindrische, ringsherum geschlossene Zellulosekapsel vor (Fig. 103 *A*), in welcher der protoplasmatische Zellkörper mit seinem Zellkern eingeschlossen ist. Das Protoplasma bildet an der Innenwand den kontinuierlichen „Primordialschlauch“, von dem aus nach verschiedenen Richtungen durch das mit Zellsaft gefüllte Lumen der Zellulosekapsel sich Protoplasmastränge ziehen, die miteinander anastomosieren und an einer Stelle den Zellkern beherbergen. Auf diesen langen Protoplasmasträngen, sowie auf dem Primordialschlauch ist eine beständige Protoplasmaströmung sichtbar, die genau der Protoplasmaströmung auf den Pseudopodien der Rhizopoden entspricht und von den Botanikern als „Zirkulation“ bezeichnet wird, wenn auf den verschiedenen Strängen das Protoplasma in ungeordneter, unregelmäfsiger Richtung fliefst, als „Rotation“ dagegen, wenn die Protoplasmaströmung dauernd nach einer bestimmten Richtung geordnet ist. Diese Konstellation würde also der Protoplasmabewegung einer Rhizopodenzelle, wie etwa Orbitolites,

entsprechen in ungestörtem Zustande, in dem bei lang ausgestreckten Pseudopodien das Protoplasma dauernd sowohl in zentrifugaler wie in zentripetaler Richtung strömt, d. h. in dem die Kontraktionsphase und Expansionsphase gleich stark entwickelt sind. In der Pflanzenzelle ist nur durch Verteilung des ganzen Protoplasmas auf einzelne netzförmig anastomosierende Stränge ein so kompliziertes System von Strömungen entstanden, dafs man nicht mehr gut von einer zentrifugalen und zentripetalen Strömung sprechen kann, wie das in gleicher Weise bei grofsen Rhizopoden der Fall ist, wie etwa bei den Myxomycetenplasmodien, deren ganzer Körper sich zu einem reichverzweigten Pseudopodiennetzwerk aufgelöst hat. Ein deutlicheres Hervortreten der Kontraktionsphase ist aber sehr leicht durch Reize zu erzielen. Es ist wie bei den Rhizopoden ebenfalls dadurch charakterisiert, dafs das Protoplasma sich zu Kugeln zusammenballt (Fig. 103 *B*), die ineinander fliefsen und unter Umständen schliefslich eine grofse klumpige Masse um den Kern herum bilden. Hier haben wir also das vollkommene Analogon für die Kontraktionsphase der Rhizopoden, wo sich die Pseudopodien einziehen, so dafs der Körper eine mehr oder weniger kuglige Gestalt annimmt. Die Erscheinungen der Protoplasmaströmung sind also bei den Pflanzenzellen genau dieselben wie bei den Rhizopoden, und bereits Max Schultze[1]) hat die Analogie der Protoplasmabewegung in beiden Fällen sehr eingehend erörtert.

Die Arbeit, welche durch die Protoplasmabewegung geleistet werden kann, ist bis jetzt noch nicht ermittelt worden, doch scheint die Kraftentwicklung bei der amöboïden Protoplasmabewegung nicht gerade bedeutend zu sein.

* * *

Die Muskelbewegung ist die spezifische Bewegungsform des tierischen Organismus, durch die er sich von allen Pflanzen augenfällig unterscheidet. Alle groben und schnellen Massenbewegungen des ganzen tierischen Körpers oder einzelner Organsysteme, welche die naive Betrachtungsweise des Volkes verführt haben, dem Tiere eine höhere Stufe des Lebens zuzuschreiben als den Pflanzen, die man der leblosen Natur für viel näher stehend betrachtet als den Tieren, alle diese auffälligen Bewegungen, die von sämtlichen Lebenserscheinungen am meisten den Eindruck des Lebendigen hervorrufen, beruhen auf Kontraktion von Muskelfasern.

Der amöboïden Protoplasmabewegung gegenüber ist die Muskelbewegung besonders dadurch charakterisiert, dafs sie eine in ihren einzelnen Momenten räumlich „geordnete“ Bewegung ist, insofern sich die Teilchen einer Muskelfaser nur in einer bestimmten Richtung verschieben. Freilich kann man sagen, dafs auf einem langen, geraden, fadenförmigen Pseudopodium die Teilchen ebenfalls in einer bestimmten Richtung fliefsen, aber diese Richtung ist keine dauernde; denn indem sich das Pseudopodium einzieht, vermischen sich die Teilchen wieder mit den anderen und gehen nach allen möglichen Richtungen auseinander. Dem gegenüber sind die Teilchen, welche in einer Muskelfaser die Träger der Kontraktionserscheinungen sind,

[1]) Max Schultze: „Das Protoplasma der Rhizopoden und der Pflanzenzellen. Ein Beitrag zur Theorie der Zelle.“ Leipzig 1863.

dauernd als besondere Gebilde im übrigen Zellprotoplasma vorhanden und können sich nicht ohne weiteres mit ihm vermischen. Wenn wir die ganze Muskelzelle „Muskelfaser“ nennen, so pflegen wir die besonders differenzierten kontraktilen Streifen in ihr als „Muskelfibrillen“ zu bezeichnen, und diese Muskelfibrillen können im Protoplasma der Muskelfaser, das man mit Rollett auch kurz „Sarkoplasma“ nennen kann, in der verschiedensten Weise angeordnet, aber sämtlich in gleicher Richtung eingebettet liegen. Die kontraktilen „Fibrillen“ der Muskelfaserzelle stellen also besonders differenzierte Organoïde des Zellprotoplasmas vor.

Nach dem verschiedenartigen Bau der kontraktilen Muskelfibrillen unterscheiden wir zwei Gruppen von Muskelfasern oder Muskelzellen,

Fig. 104. Stentor coeruleus, ein Wimper-Infusorium mit zahlreichen, parallel verlaufenden Muskelfibrillen (Myoïdfäden) im Exoplasma. *A* ausgestreckt, *B* halbkontrahiert (beim freien Schwimmen), *C* vollständig kontrahiert.

„glatte“ und „quergestreifte“. Bei den glatten Muskelfasern sind die Fibrillen, welche im Sarkoplasma parallel untereinander eingebettet liegen, völlig homogene Fäden, bei denen jeder Querschnitt gleich jedem anderen ist. Die quergestreiften Muskelfasern dagegen enthalten Fibrillen, welche von einem Ende bis zum anderen in viele Segmente eingeteilt sind, die alle einen übereinstimmenden, aber komplizierten Bau besitzen.

Die einfachsten Formen der glatten Muskelzellen finden wir unter den Infusorien. Viele Wimperinfusorien, wie z. B. Stentor, repräsentieren eine solche Muskelzelle einfachster Art, indem ihr bewimperter Zellkörper in der äußeren Schicht seines Protoplasmas ungefähr parallel nebeneinder verlaufende glatte Muskelfibrillen, sogenannte „Myoïde“ eingebettet enthält (Fig. 104). Andere Infusorien,

vor allem die zierliche Vorticella, besitzen nur einen einzigen, aus mehreren Fibrillen zusammengekitteten glatten Muskelfaden, der aus dem Körper als dicker Strang heraustritt und, umgeben von einer elastischen Scheide, an deren Innenwand er in langgestreckten Spiraltouren angeheftet ist, dem Zellkörper als Stiel zum Festsetzen dient (Fig. 105). Bei den glatten Muskelzellen, welche gewebebildend im Zellenstaat vereinigt sind, tritt der Protoplasmakörper gegenüber den kontraktilen Fibrillen sehr an Masse zurück. Entweder bildet er nur eine kleine Sarkoplasmamasse mit ihrem Zellkern, welche von einer langen, spindelförmigen Hülle kontraktiler Fibrillensubstanz eingeschlossen ist, wie z. B. bei den glatten Muskelzellen aus der Blase des Frosches (Fig. 106 *a*), oder er liegt als kleiner Zellkörper dem kon-

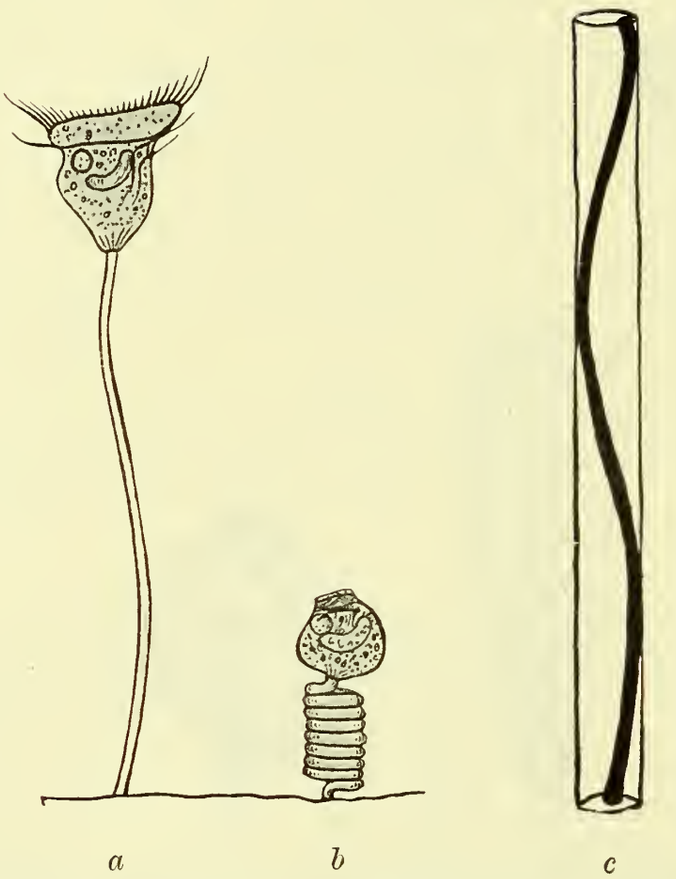


Fig. 105. Vorticella, *a* ausgestreckt, *b* kontrahiert (der Stielmuskel ist in *a* und *b* nicht zu sehen), *c* Stielscheide mit Muskelfaden, stark vergrößert.

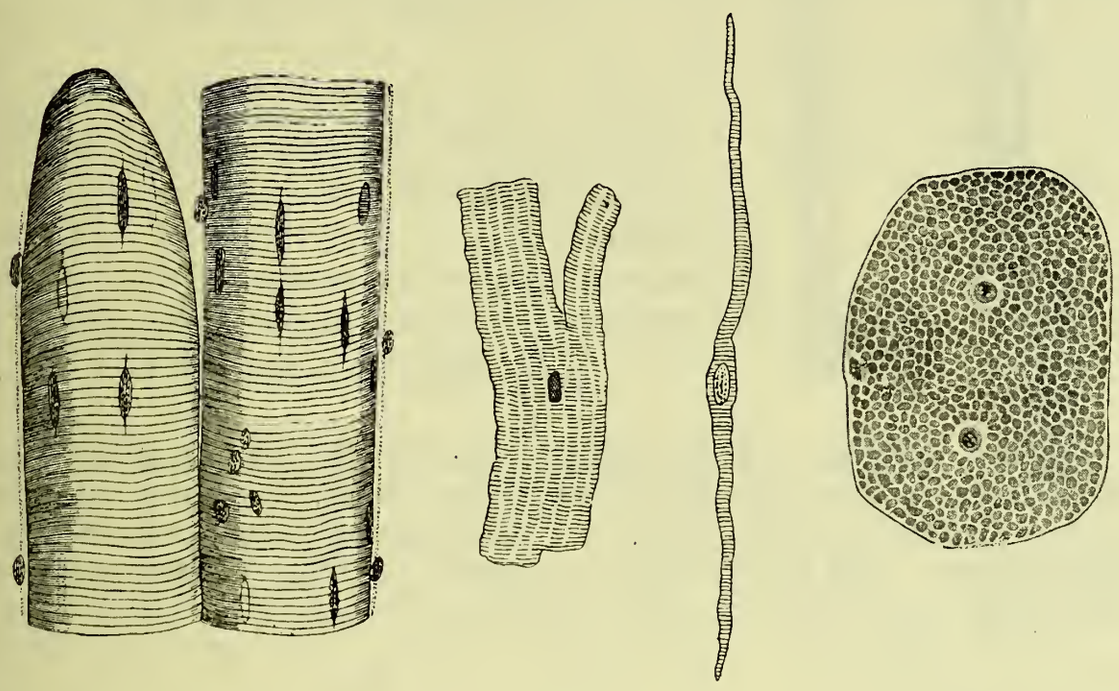
Fig. 106.

Glatte Muskelzellen *a* aus der Blase des Frosches, *b* aus den Retraktorenmuskeln der Süßswasserbryozoën.

traktilen Fibrillenbündel seitlich in der Mitte an, wie etwa bei den Retraktorenmuskeln der Süßswasserbryozoën (Fig. 106 *b*).

Der Bau der quergestreiften Muskelfasern ist bei weitem komplizierter. Als Typus der quergestreiften Muskelfaser, die ebenso wie die glatte in mannigfachen Modifikationen auftritt, kann uns die Insektenmuskelfaser dienen, deren Bau besonders durch die ausgezeichneten und ausgedehnten Untersuchungen von Engelmann und in neuester Zeit von Rollett bis in seine feinsten Einzelheiten bekannt geworden ist. Die quergestreifte Muskelfaser der Insekten stellt eine lange dünne, zylindrische Zelle vor, bestehend aus dem „Sarkoplasma“, das nach aufsen hin von einer etwas dichteren Schicht, dem „Sarkolemm“, abgegrenzt ist und zahlreiche, in der Faser-

richtung langgestreckte Zellkerne enthält. In diesem Sarkoplasma eingebettet und parallel von einem bis zum anderen Ende der Faser hinziehend liegen die regelmäfsig segmentierten Muskelfibrillen (Fig. 108 *A*). Betrachtet man die „Muskelsegmente“ einer Fibrille mit sehr starken Vergröfserungen, so findet man, dafs sie alle den gleichen Bau besitzen, indem sich dieselbe Anordnung ihrer Inhaltsbestandteile in jedem Muskelsegment wiederholt. Jedes Segment ist nämlich von den beiden anliegenden Segmenten getrennt durch die sogenannte „Zwischenscheibe“ (Fig. 108 *z*) und enthält zwei verschiedene Substanzen, von denen die eine doppelt lichtbrechend oder „anisotrop“ ist und in der Mitte des Segmentes liegt (Fig. 108 *q* resp. $q + m + q$), während die andere einfach lichtbrechend oder „isotrop“ ist und in zwei Portionen die anisotrope Substanz



A *B* *C*

Fig. 107. Quergestreifte Muskelfasern. *A* Zwei herausgeschnittene Stücke von Muskelfasern (links oben das Ende einer Faser), die Querstreifung ist deutlich zu sehen, ebenso viele spindelförmige Muskelkerne. Nach Schiefferdecker. *B* Zwei einkernige, quergestreifte Muskelzellen aus dem Herzen, links vom Menschen, rechts vom Frosch. Nach Disse. *C* Querschnitt einer Insektenmuskelfaser. Es sind drei Zellkerne zu sehen und, im Sarkoplasma eingebettet, die Querschnitte von zahllosen Fibrillen. Nach Rollett.

begrenzt (Fig. 108 *i*). In der Mitte der anisotropen Schicht erscheint mehr oder weniger deutlich eine hellere Zone, die als Hensensche Mittelscheibe“ bezeichnet wird (Fig. 108 *m*). Bei vielen Muskelfasern verbreitet, aber nicht als konstanten Bestandteil aller Muskelfasern, finden wir schliefslich eine oder zwei „Nebenscheiben“ (Fig. 108 *n*) in die isotrope Substanz eingelagert. Als die allgemeinen Bestandteile des Muskelsegments kommen indessen für uns nur die anisotrope Schicht und die beiden sie begrenzenden isotropen Schichten in Betracht, von denen die anisotrope Substanz dunkler, fester und stärker lichtbrechend ist als die isotrope Substanz, welche wasserreicher, heller, weicher und weniger stark lichtbrechend erscheint. Auf dem Querschnitt liegen in jeder Muskelfaser die gleichen Schichten der einzelnen Fibrillen in gleicher Ebene, so dafs die ganze Muskelfaser regelmäfsig gebändert oder „quergestreift“ aussieht (Fig. 107 *A*). Die

quergestreiften Muskelfasern der Wirbeltiere erreichen oft eine ganz beträchtliche Länge, obwohl sie nur eine einzige vielkernige Zelle vorstellen. Die Muskelfasern aus den langen Skelettmuskeln des Menschen z. B. sind Fäden von über Dezimeter Länge, und jede Muskelfibrille in ihnen reicht von einem Ende bis zum anderen.

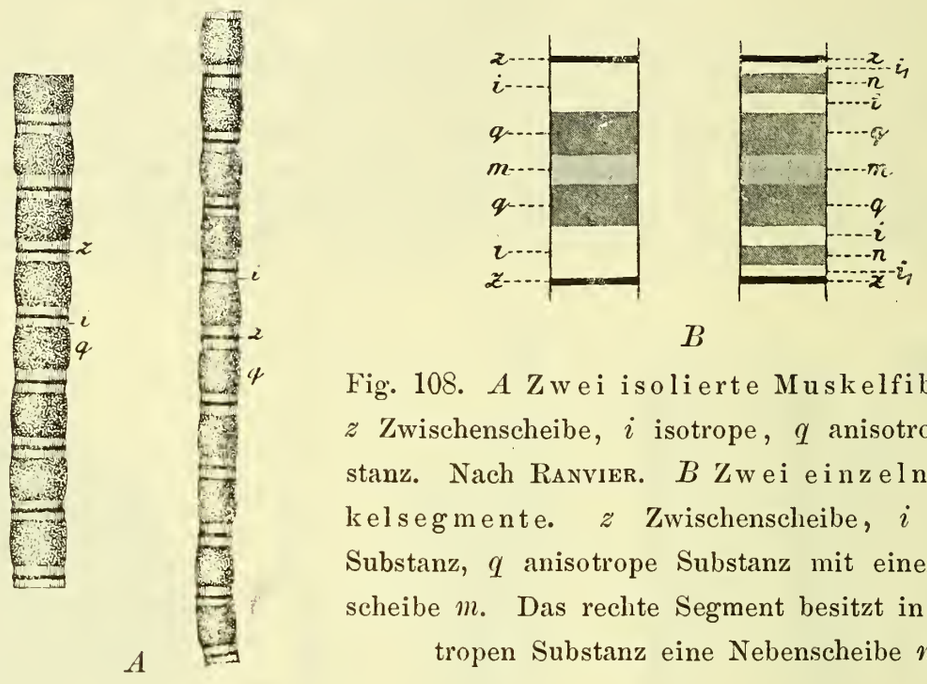


Fig. 108. *A* Zwei isolierte Muskelfibrillen. *z* Zwischenscheibe, *i* isotrope, *q* anisotrope Substanz. Nach Ranvier. *B* Zwei einzelne Muskelsegmente. *z* Zwischenscheibe, *i* isotrope Substanz, *q* anisotrope Substanz mit einer Mittelscheibe *m*. Das rechte Segment besitzt in der isotropen Substanz eine Nebenscheibe *n*.

Bei der Bewegung der glatten sowohl wie der quergestreiften Muskelfasern können wir dieselben beiden Phasen unterscheiden wie bei der amöboïden Bewegung: die Kontraktionsphase und die Expansionsphase. Die Kontraktion besteht in einer Verkürzung und Verdickung der Fibrillen, die von dem Punkte ihrer Entstehung

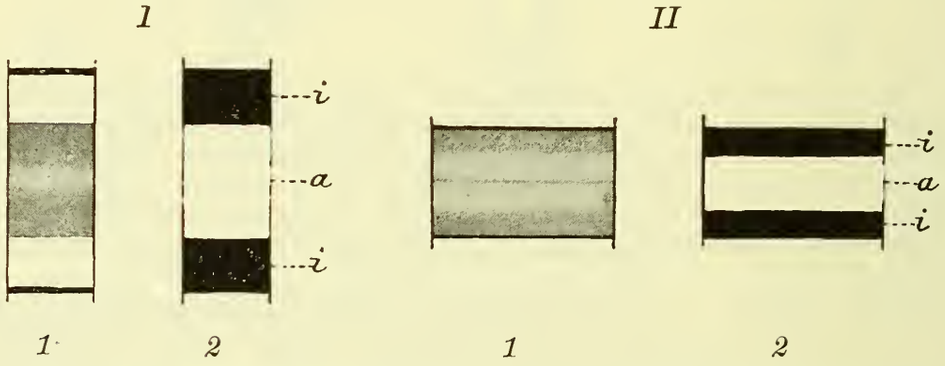


Fig. 109. Einzelne Muskelsegmente *I* im gestreckten und *II* kontrahierten Zustande. *1* In gewöhnlichem Licht, *2* in polarisiertem Licht. *a* Die anisotrope, *i* die isotropen Schichten.

aus in Form einer Kontraktionswelle über die ganze Fibrille hin verläuft, bis die ganze Fibrille verkürzt und verdickt ist. Die Teilchen verschieben sich also in der Längsrichtung derartig, dafs sie sich auf einen gröfseren Querschnitt nebeneinander lagern. Dadurch wird die Oberfläche der Fibrille verringert, wenn sie auch nicht bis zu ihrem Minimum, bis zur Kugelform, herabsinkt, wie das bei den nackten Protoplasmamassen der Fall ist. Die gleichzeitige Kontraktion der einzelnen Fibrillen in der glatten und quergestreiften Muskelzelle

bedingt selbstverständlich auch eine Verkürzung und Verdickung der ganzen Muskelfaser. Verläuft die Kontraktion sehr schnell, wie z. B. bei den Fibrillen der Infusorienzellen und den quergestreiften Muskelfasern, so schnellt die Faser blitzartig zusammen, und wir bekommen eine „Zuckung“, deren einzelne Momente man nicht mit dem Auge verfolgen kann. So zuckt z. B. der Stiel der Vorticellen plötzlich zusammen und reifst, indem er sich infolge der spiraligen Windung des Muskelfadens zu einer schraubenförmigen Gestalt zusammenzieht, das Köpfchen der Vorticelle dicht an den Fufspunkt des Stieles heran (Fig. 105*b*). Die glatten Muskelfasern der Gewebe ziehen sich demgegenüber durchgehends nur äufserst träge zusammen und zeigen niemals so plötzliche Zuckungen wie die Infusorienmyoïde und die quergestreiften Muskelfasern. Während aber in der glatten Muskelfibrille aufser der Gestaltsveränderung keine weiteren Vorgänge mikroskopisch zu bemerken sind, zeigen die quergestreiften Muskelfibrillen entsprechend ihrem komplizierteren Bau auch höchst charakteristische Veränderungen der Querstreifung in der Kontraktionsphase. Fassen wir nämlich ein einzelnes Muskelsegment ins Auge, so finden wir bei der Kontraktion folgende Erscheinungen, die zuerst Engelmann [1]) sehr genau analysiert hat: jedes einzelne Segment wird kürzer und dicker, wie das ja aus der Verkürzung und Verdickung der ganzen Fibrille notwendig zu erwarten ist. Dabei zeigen sich auffällige Veränderungen in dem Verhältnis der isotropen zur anisotropen Substanz. Die anisotrope Substanz nimmt nämlich an Volumen zu, die isotrope dagegen ab, während das Volumen des ganzen Segments unverändert bleibt. Gleichzeitig wird die anisotrope Substanz, die vorher fester und dunkler war, weicher und heller, d. h. weniger stark lichtbrechend, während die isotrope die umgekehrten Veränderungen erfährt, d. h. fester und dunkler, also stärker lichtbrechend wird, als sie vorher war. Diese Veränderungen sind äufserst wichtig, denn sie zeigen, dafs die Kontraktion auf einem Übertritt von Substanz aus den isotropen Schichten in die anisotrope besteht, und zwar von Substanz, die dünnflüssiger ist als die der anisotropen Schicht. In neuerer Zeit hat Schäfer [2]) die mikroskopischen Veränderungen bei diesem Vorgange mittels photographischer Aufnahmen noch eingehender studiert und dabei die interessante Tatsache gefunden, dafs in der anisotropen Schicht der Faserrichtung entsprechend bis nahe zur Hensenschen Mittelscheibe parallel nebeneinanderliegende, äufserst feine Röhrchen verlaufen (Fig. 110), in welche die isotrope Substanz

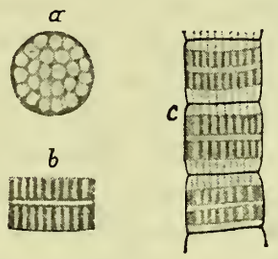


Fig. 110. Muskelsegmente von der Wespe mit den Röhrchen der anisotropen Substanz. *a* Anisotrope Substanz von oben gesehen, *b* von der Seite; *c* drei Muskelsegmente. Nach Schäfer.

[1]) Engelmann: „Mikroskopische Untersuchungen über die quergestreifte Muskelsubstanz“ I u. II. In Pflügers Arch. Bd. 7. 1873. — Derselbe: „Kontraktilität und Doppelbrechung.“ In Pflügers Arch. Bd. 11. 1875. — Derselbe: „Neue Untersuchungen über die mikroskopischen Vorgänge bei der Muskelkontraktion.“ In Pflügers Arch. Bd. 18. 1878.

[2]) E. A. Schäfer: „On the minute structure of the muscle-columns or sarcostyles which form the wing-muscles of insects.“ Preliminary note. In Procedings of the Royal Society vol. XLIX. 1891. — Derselbe: „On the structure of cross-striated muscle.“ In Monthly International Journal of Anatomy and Physiol. vol. VIII. 1891.

bei der Kontraktion hineinfliefst, so dafs das Lumen der Röhrchen dadurch erweitert und das ganze Segment breiter und niedriger wird. Der ganze Erscheinungskomplex der Kontraktion pflanzt sich nun blitzschnell von einem Muskelsegment auf das folgende und so weiter fort, so dafs eine „Kontraktionswelle" über alle Elemente der ganzen Muskelfaser verläuft, bis sie vollständig kontrahiert ist. Die Expansionsphase der glatten und quergestreiften Muskelfasern zeigt genau die Umkehr aller der Vorgänge, die wir bei der Kontraktion beobachten. Die Fibrillen strecken sich wieder, indem sie von dem Punkte aus, wo vorher die Kontraktionswelle ihren Ausgang nahm, allmählich länger und dünner werden, so dafs jetzt eine Expansionswelle von hier aus über die ganze Fibrille hin verläuft, bis sie vollständig gestreckt ist. Auch im einzelnen Segment der quergestreiften Muskelfaser haben wir genau die Umkehr der Veränderungen, die bei der Kontraktion eintraten. Das Segment wird wieder länger und dünner, die anisotrope Substanz nimmt an Volumen ab und wird dunkler, fester und stärker lichtbrechend, während die isotrope an Volumen gewinnt und heller, weicher und schwächer lichtbrechend wird, bis der Ruhezustand wieder hergestellt ist. Bei der Expansion der quergestreiften Muskelfaser tritt also aus der anisotropen Schicht dünnflüssigere Substanz wieder in die isotropen Schichten zurück.

Glatte Muskelfasern sowohl wie quergestreifte sind im Zellenstaat zu Geweben, den Muskeln, vereinigt, und zwar finden wir überall da, wo es sich darum handelt, schnelle und wiederholt starke Bewegungseffekte hervorzubringen, wie bei den Skelettmuskeln und dem Herzen, die Muskeln aus quergestreiften Fasern gebaut, während die langsamen und trägen Bewegungen der unwillkürlich sich bewegenden Organe, wie des Magens, des Darms, der Blase etc., auf der Tätigkeit glatter Muskelzellen beruhen. Die höchsten ja, geradezu erstaunliche Werte erreicht die Geschwindigkeit der Muskelkontraktion bei den Flügelmuskeln mancher Insekten, z. B. der Mücken, wo, wie Marey gezeigt hat, 300—400 Kontraktionen in der Sekunde ausgeführt werden können. Dafs schliefslich der Bewegungseffekt da, wo ungeheuer viele Muskelfasern einen Muskel zusammensetzen, ein ganz bedeutender sein wird, liegt auf der Hand. In der Tat finden wir denn auch, dafs selbst in verhältnismäfsig kleinen Muskeln ein enormer Energieumsatz stattfindet. So vermag ein so kleiner Muskel, wie z. B. der Wadenmuskel (Musculus gastrocnemius) des Frosches, der kaum einen Zentimeter an seiner dicksten Stelle im Querschnitt mifst, nach Rosenthals Beobachtungen ein Gewicht von mehr als einem Kilogramm zu heben. Ganz enorm ist die Arbeit, welche der nie rastende Herzmuskel leistet. Zuntz[1]) hat berechnet, dafs das Herz eines Mannes, wenn es in normaler Weise schlägt, an einem Tage eine Arbeit von etwa 20000 Kilogrammmeter leistet, d. h. eine Arbeit, welche genügend wäre, um ein Gewicht von 20000 Kilogramm einen Meter hoch zu heben. Das ist die Arbeit des Herzens an einem einzigen Tage! Wie gewaltig demnach die Arbeit des Herzens während des ganzen Lebens eines Menschen ist, bedarf keiner grofsen Rechnung. Der Muskel ist die vollendetste Arbeitsmaschine, die wir kennen.

* * *

[1]) Zuntz: In Berl. klin. Wochenschr. Jahrg. 29, 1892, pag. 367.

Die Flimmerbewegung schliefslich ist nicht minder weit verbreitet als die beiden anderen Formen der Kontraktionserscheinungen. Das Infusorium, das sich im Wasser der Pfütze munter umhertummelt, bewegt sich durch Geifsel- oder Wimperschlag. Die männliche Spermatozoënzelle, die sich bei der Befruchtung nach der Vereinigung mit der weiblichen Eizelle drängt, treibt sich vorwärts durch die Schwingungen ihres Geifselfadens. Die Zellen des Flimmerepithels, das unsere Luftröhre auskleidet, halten die Schleimhaut rein durch ihre Wimpertätigkeit und schieben Fremdkörper, die beim Schlucken hineingeraten sind, wieder nach aufsen durch den rhythmischen Schlag ihrer Flimmerhaare. Unzählig aber ist das Heer der Infusorien, weitverbreitet im Pflanzen- und Tierreich sind die geifseltragenden Spermatozoën, und kaum eine Tiergruppe gibt es, deren Körper nicht an irgend einer Stelle ein Flimmerepithel besäfse.

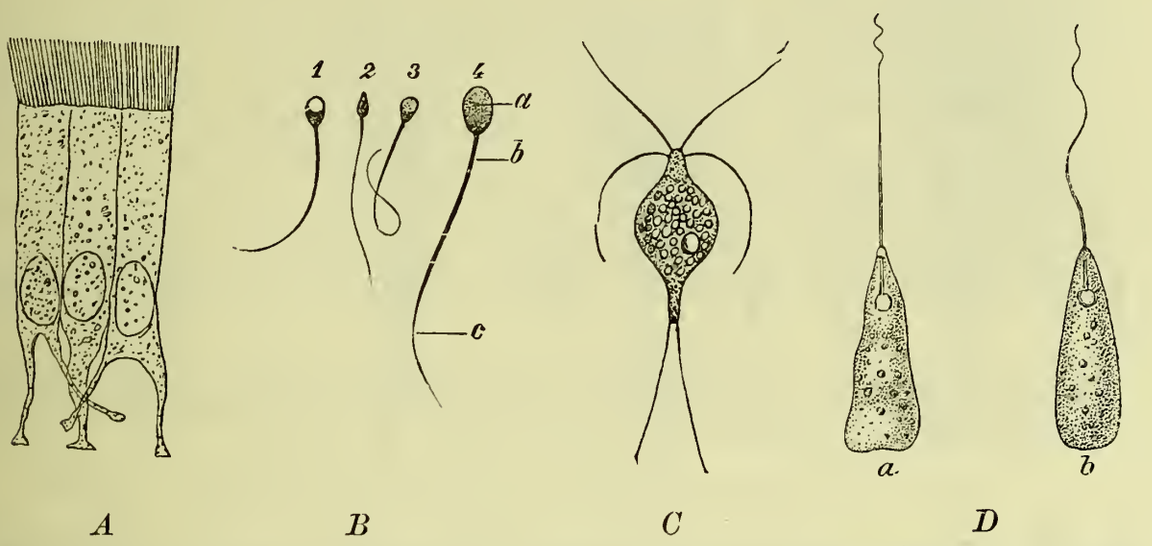


Fig. 111. *A* Drei Flimmerepithelzellen aus dem Nebenhoden des Menschen. Nach Schiefferdecker. *B* Spermatozoën vom Menschen. *a* Kopf, *b*, *c* Geifsel. Nach Stöhr. *C* Hexamitus inflatus, ein Geifselinfusorium mit sechs Geifseln. Nach Stein. *D* Peranema, ein Geifselinfusor, *a* schwächer, *b* stärker mit seiner Geifsel schlagend.

Wie die Muskelbewegung ist auch die Flimmerbewegung eine geordnete Bewegung, d. h. die beweglichen Teilchen verschieben sich in einer ganz bestimmten Richtung. Das ist dadurch ermöglicht, dafs die kontraktilen Elemente wie bei der Muskelzelle als dauernde Differenzierungen des Zellprotoplasmas entwickelt sind, und zwar hier in Form von haar- oder wimperähnlichen Anhängen des Zellkörpers. Je nachdem die Zelle ein, resp. einige wenige lange oder viele kurze „Flimmerhaare“ besitzt, spricht man von „Geifselzellen“ (Fig. 111 *B*, *C*, *D*) oder von „Wimperzellen“ (Fig. 111 *A*, Fig. 26 pag. 89). Indem diese „Geifseln“ oder „Wimpern“ regelmäfsig schlagende Bewegungen ausführen, entsteht die Erscheinung der Flimmerbewegung.

Was die Flimmerbewegung am meisten charakterisiert, sind folgende Momente. Die Flimmerbewegung ist eine automatische Bewegung, d. h. die Impulse für die Tätigkeit der Flimmerhaare entstehen in der Flimmerzelle selbst, und es ist kein einziger Fall bekannt, in dem die Flimmerbewegung irgendwie unter dem Einflufs des Nervensystems stände.

Durch eine Reihe von vivisektorischen Versuchen ist festgestellt worden[1]), dafs die Ursache der Bewegung im Protoplasma des Zellkörpers ihren Sitz hat, denn die isolierten Flimmerhaare, wenn sie kein Protoplasma an ihrer Basis mehr besitzen, bleiben vollkommen bewegungslos. Hingegen vermögen einzelne Flimmerhaare, wenn sie nur noch mit der geringsten Menge des basalen Protoplasmas zusammenhängen, immer noch rhythmische Schläge auszuführen. Es ist nun unlängst Peter[2]) gelungen, den Ort im Protoplasma, wo die Impulse für den Schlag der Flimmerhaare produziert werden, noch genauer zu bestimmen. Bei Anwendung von sehr starken Vergrößserungen findet man, dafs die Flimmerhaare aus sehr kleinen körnchenartigen Gebilden entspringen, die in der oberflächlichsten Schicht des Protoplasmas gelegen sind, und von Apáthy als „Basalkörperchen“

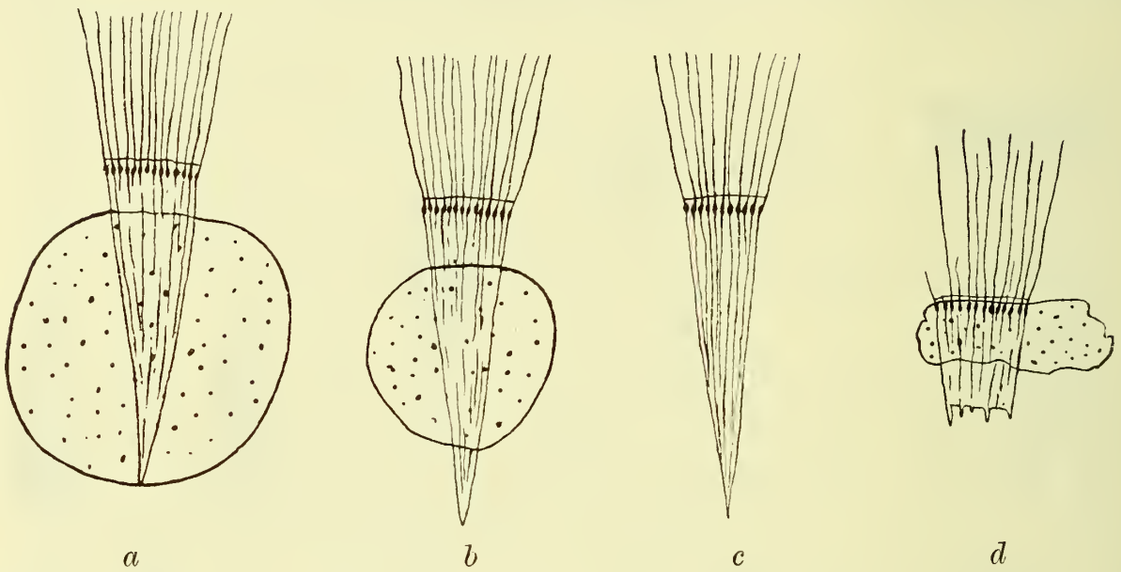


Fig. 112. Fetzen von Flimmerzellen aus dem Darm von Anodonta. Die feinen Flimmerhaare sind nach oben gerichtet und entspringen aus dem Saum von Basalkörperchen, von dem aus die Fäden des Wurzelkegels ins Innere der Zelle ziehen. Bei *a* und *b* hängt noch ein runder Tropfen undifferenzierten Zellprotoplasmas an dem Flimmerapparat, *c* stellt einen isolierten Flimmerapparat ohne undifferenziertes Zellprotoplasma vor, und bei *d* ist ein Teil des Wurzelkegels abgetrennt. Alle Zellfetzen sind kernlos und zeigen noch Flimmerbewegung. Nach Peter.

bezeichnet werden. Diese Basalkörperchen sind die Ursprungsstätten der Impulse für die Bewegung der Flimmerhaare, denn Peter konnte an zerfetzten Flimmerepithelzellen des Darmkanals von Muscheln (Anodonta) (Fig. 112) feststellen, dafs alle übrigen Elemente des Protoplasmas fehlen können, ohne dafs die Flimmerbewegung deswegen aufhörte. Solange dagegen noch die Basalkörperchen im Zusammenhang mit den Flimmerhaaren sind, vermögen auch diese noch zu schlagen.

Charakteristisch für die meisten Fälle der Flimmerbewegung ist ihre Rhythmizität, denn abgesehen von einzelnen Geifsel- und Wimperinfusorien schlagen die Flimmerhaare wenigstens bei lebhafterer Tätigkeit stets in regelmäfsigen Intervallen. Unregelmäfsig werden

[1]) Verworn: „Studien zur Physiologie der Flimmerbewegung. In Pflügers Arch. f. d. ges. Physiologie Bd. 48. 1890.

[2]) Karl Peter: „Das Zentrum für die Flimmer- und Geifselbewegung.“ In Anatom. Anzeiger Bd. 15. 1899.

die Schläge nur beim Übergang zur Ruhe oder unter dem Einfluſs äuſserer Faktoren.

Ein Moment schlieſslich, das freilich nur für Wimperzellen mit vielen Flimmerhaaren in Betracht kommt, liegt in der Metachronie der Bewegung aller einzelnen Wimpern. Es schlagen nämlich die einzelnen Wimpern einer Wimperreihe, von einem Ende beginnend, in genau gleichem Rhythmus und in genau gleicher Aufeinanderfolge, so daſs jeder Schlag der ersten Wimper von einem Schlag der zweiten, dann der dritten, vierten u. s. f. gefolgt ist. Niemals schlägt eine Wimper spontan auſser der Reihe, niemals macht sie eine Bewegung, ehe nicht die vorhergehende Wimper der Reihe in Bewegung getreten ist. Dagegen beginnt sie stets sofort ihre Bewegung, nachdem die vorhergehende Wimper begonnen, und noch ehe dieselbe ihre Bewegung vollendet hat. So kommt es, daſs von der letzten Wimper einer Reihe her nach der ersten hin gerechnet, jede obere Wimper jeder unteren Wimper um einen geringen Bruchteil der Bewegung voraus ist (Fig. 113). Die oberste Wimper gibt also das Zeichen für die übrigen: Ist die oberste Wimper in Ruhe, so ruhen auch die übrigen, schlägt sie, so schlagen die anderen der Reihe nach auch, und das gilt nicht bloſs für die Wimpern der einzelnen Zelle, sondern im Flimmerepithel für die Wimpern aller hintereinandergereihten Zellen. Auf diese Weise entsteht ein äuſserst zierliches und regelmäſsiges Spiel der Wimpern, das schon manchen Beobachter gefesselt hat, und

Fig. 113. Flimmerbewegung einer Wimperreihe im Profil.

das den Eindruck macht, als ob regelmäſsige Wellen über die Wimperreihen hinweglaufen, etwa so, wie wenn der Wind über ein Kornfeld streicht. Dabei schlagen, wenn mehrere parallele Reihen von Wimpern vorhanden sind, die Wimpern, welche in der Querrichtung der Reihen nebeneinanderstehen, synchron, ebenso wie die parallel in einer Muskelfaser nebeneinanderliegenden Primitivfibrillen auch synchron zucken.

Um die Bewegung des einzelnen Flimmerhaares in ihren Phasen genauer kennen zu lernen, dient uns als Objekt am besten die Bewegung der Schwimmplättchen bei den Ktenophoren oder Rippenquallen[1]). Der Körper dieser wunderbaren, aus einer zarten, durchsichtigen Gallerte bestehenden Tiere besitzt acht von einem Pol nach dem anderen hin verlaufende Streifen oder „Rippen“ (Fig. 114), die von einer Reihe dachziegelförmig übereinanderliegender Plättchen, den „Schwimmplättchen“, gebildet werden. Jedes Schwimmplättchen ist etwa 2 mm lang und besteht aus einer gröſseren Anzahl miteinander verkitteter Wimpern, welche den darunterliegenden Wimperzellen der Rippen angehören. Wegen ihrer auſserordentlichen Gröſse, ferner wegen der ungewöhnlichen Einfachheit ihrer Anordnung in einer Reihe und schlieſslich wegen des häufig sehr langsamen Rhythmus ihres Schlages eignen sich diese Schwimmplättchen wie kein

[1]) Verworn: „Studien zur Physiologie der Flimmerbewegung.“ In Pflügers Arch. Bd. 48, 1890.

anderes Objekt zum Experimentieren und Beobachten. Zwar sind, wie gesagt, die Plättchen aus mehreren Wimpern verkittet, aber eine jede einzelne der Wimpern macht selbstverständlich genau dieselbe Bewegung wie das ganze Plättchen, so dafs wir die Beobachtungen am ganzen Plättchen direkt auf die Verhältnisse der einzelnen Wimper übertragen dürfen. Wir können bei der Gröfse des Objektes die Beobachtung mit bloſsem Auge oder mit einer schwachen Lupe machen. Dann sehen wir, wenn wir ein einziges Schwimmplättchen im Profil betrachten, dafs es in der Ruhestellung dem Körper flach angelegt ist, und zwar so, dafs es zwei Krümmungen zeigt, eine stärkere von kleinerem Radius gleich über der Basis und eine schwächere von gröfserem Radius aber nach der entgegengesetzten Seite in der oberen Hälfte (Fig. 115 *a*). Das ist die Ruhestellung. Führt das Plättchen jetzt einen Schlag aus, so streckt sich die untere Krümmung von der Basis der Wimper an beginnend vollständig aus, ja, sie geht sogar ein klein wenig in eine entgegengesetzte Krümmung über. Das Plättchen steht daher in der extremen Schwinglage aufrecht mit einer geringen Biegung nach der entgegengesetzten Seite. Damit ist die progressive Phase des Schlages erreicht. Jetzt erfolgt die regressive Phase, in der das Plättchen wieder in seine Ruhelage zurücksinkt, dadurch, dafs sich die ursprüngliche Krümmung an der Basis allmählich wieder herstellt, bis das Plättchen dem Körper wieder anliegt. Die regressive Phase erfolgt viel langsamer als die progressive. Dadurch und durch die obere Krümmung, auf deren spezielle Bedeutung

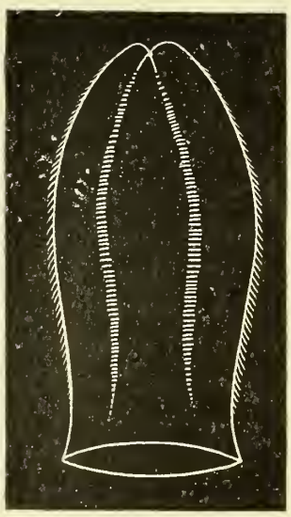


Fig. 114. Beroë ovata, eine Rippenqualle in natürlicher Gröfse. Von den acht vom oberen (Sinnes-)Pol nach dem unteren (Mund-)Pol hin verlaufenden Rippen oder Schwimmplättchenreihen sind hier nur die vier Reihen der einen Seite zu sehen, und zwar zwei von vorn und zwei von der Seite.

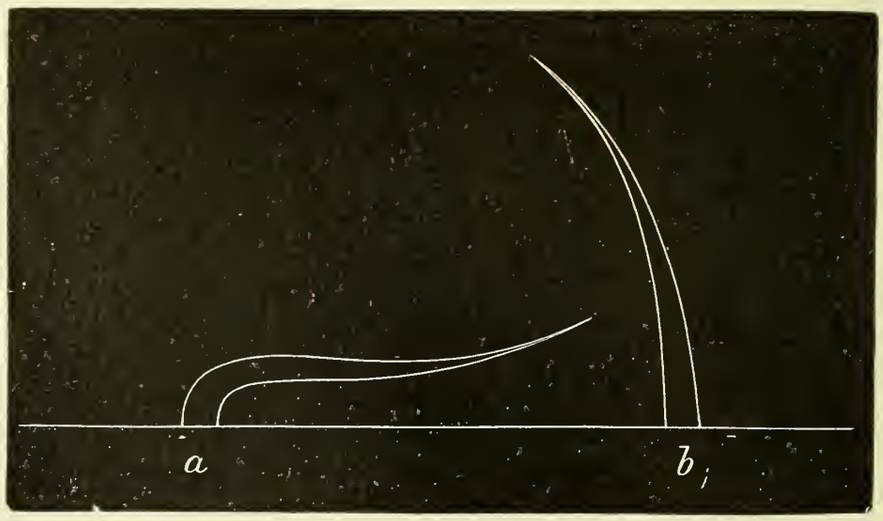


Fig. 115. Schwimmplättchen von Beroë in Profilansicht, *a* in Ruhelage, *b* in extremer Schwinglage.

wir nicht näher eingehen wollen, wird es ermöglicht, dafs der motorische Effekt der progressiven Phase durch die regressive nicht wieder auf-

gehoben wird, sonst würde das Tier dauernd an derselben Stelle im Wasser stehenbleiben und sich nicht vom Ort bewegen.

Bei Infusorien kann man die Bewegung der einzelnen Wimper unter dem Mikroskope verfolgen, wenn man den Wimperschlag dadurch verlangsamt, dafs man die Objekte in ein dickflüssiges Medium, z. B. eine Gelatinelösung, bringt. Dabei findet man, dafs die Ruhestellung, von der aus die Wimper ihre Schlagbewegungen ausführt, veränderlich ist. Die Wimper liegt einmal nahe dem Körper an, das andere Mal steht sie senkrecht von ihm ab, so dafs die Amplitude der Schwingung und damit die Gröfse des motorischen Effekts auf diese Weise sehr fein abgestuft werden kann (Fig. 116).

Aus der Formveränderung der einzelnen Wimper beim Ausführen des Schlages geht hervor, dafs in der progressiven Phase des Schlages von der Basis der Wimper ausgehend, eine Kontraktion derjenigen Seite der Wimper stattfindet, nach welcher der Schlag ausgeführt wird; denn eine einfache Überlegung zeigt, dafs sich diese Seite beim

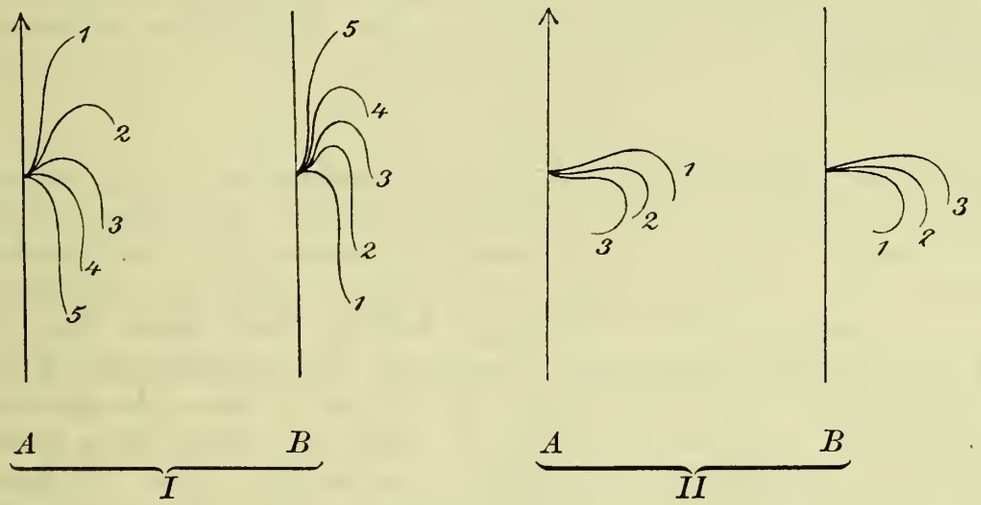


Fig. 116. Bewegung einer einzelnen Wimper eines ciliaten Infusoriums (Urostyla grandis, Randwimper) von zwei verschiedenen Ruhestellungen aus, *I* u. *II*. *A* Progressive, *B* regressive Phase der Bewegung in mehrere aufeinanderfolgende Momente zerlegt. Die Pfeilspitze gibt die Richtung an, nach welcher der Infusorienkörper durch den Schlag vorwärts getrieben wird.

Schlage verkürzen mufs, wenn sie in die extreme Schwinglage übergeht. Gleichzeitig wird dadurch die gegenüberliegende Seite passiv mit hinübergezogen, wobei sie nach einfachen mechanischen Prinzipien gedehnt werden mufs. In der regressiven Phase des Schlages erschlafft die kontrahierte Seite wieder, und in dem Mafse, wie sie erschlafft, biegt sich die Wimper infolge der Elastizität der gedehnten Seite wieder in die Ruhelage zurück. Die progressive Phase ist also die Kontraktionsphase, die regressive die Expansionsphase des einzelnen Wimperschlages. Durch rhythmischen Wechsel zwischen beiden kommt das Spiel der Wimperbewegung zu stande.

Nicht alle Formen der Flimmerhaare schlagen aber wie die Haare der Ktenophoren-Schwimmplättchen in einer Ebene. Manche Wimpern, besonders gewisse Geifselfäden, beschreiben kompliziertere, trichterförmige, schraubenförmige, peitschenförmige Bahnen, und die älteren Physiologen haben danach mehrere Formen der Flimmer-

bewegung unterschieden. Allein, wie auch immer die Schwingbahn der verschiedenen Flimmerhaare beschaffen sein mag, allen liegt dasselbe Prinzip zu Grunde, dafs eine kontraktile Seite sich vom Zellkörper aus kontrahiert und dabei die gegenüberliegende Seite dehnt, welche letztere in der Expansionsphase die Wimper durch ihre Elastizität wieder in die Ruhelage zurückführt. Je nach der gegenseitigen Lagerung der kontraktilen zu der passiv gedehnten Substanz resultiert daraus eine Schlagbewegung in einer Ebene oder in komplizierterer Form.

Die Arbeitsleistung der Flimmerbewegung steht in ihren Werten weit hinter derjenigen der Muskelbewegung zurück. Engelmann, Bowditch u. a. haben die Arbeitsleistung von Flimmerepithelien berechnet, und in neuerer Zeit hat Jensen[1]) sogar die Kraft einer einzigen Infusorienflimmerzelle, und zwar des für die verschiedensten Untersuchungen so sehr geeigneten Paramäciums gemessen. Dabei hat sich herausgestellt, dafs ein Paramäcium, das eine Länge von etwa 0,25 mm besitzt, ein Gewicht von 0,00158 mgr eben noch zu heben im stande ist, d. h. etwa das Neunfache seines eigenen Körpergewichts.

* * *

Man hat bisweilen die Ansicht ausgesprochen, die amöboïde Bewegung hätte nichts mit der Muskelbewegung, und diese nichts mit der Flimmerbewegung gemein, alle drei seien ganz verschiedene Bewegungsformen. Unser kurzer Überblick wird uns demgegenüber schon zur Genüge davon überzeugt haben, dafs diese drei Formen der Kontraktionsbewegung allen anderen Bewegungsmodis gegenüber eine einheitliche Gruppe bilden. Es ist wahr, dafs sie gewisse Verschiedenheiten untereinander zeigen, dafs sie sogar beim ersten Anblick recht verschieden voneinander erscheinen; aber wir haben gesehen, dafs sie doch alle auf dem gleichen Prinzip beruhen, auf dem Prinzip der abwechselnden Oberflächenverringerung (Kontraktion) und Oberflächenvergröfserung (Expansion) durch Umlagerung von Teilchen der lebendigen Substanz selbst. Dafs diese Verschiebung der Teilchen bei der amöboïden Bewegung eine ganz regellose, bei der Muskel- und Flimmerbewegung eine streng geordnete ist, beweist nur, dafs die beiden letzteren eine höhere Stufe der Differenzierung repräsentieren als die erstere. Dafs sie aber im engsten genetischen Zusammenhang mit der amöboïden Bewegung stehen, dafs sie phylogenetisch sich aus ihr entwickelt haben, beweisen zahlreiche Fälle von Übergängen zwischen amöboïder und Muskelbewegung einerseits und amöboïder und Wimperbewegung anderseits. Einerseits hat Engelmann[2]) Rhizopoden gefunden (Acanthocystis) mit fadenförmigen, geraden, unverzweigten Pseudopodien, welche sich blitzschnell in ihrer Längsrichtung zu kontrahieren vermögen, von denen eine glatte Muskelfaser nur durch ihre dauernde Differenzierung unterschieden ist, so dafs Engelmann

[1]) P. Jensen: Die absolute Kraft einer Flimmerzelle. In Pflügers Arch. f. d. ges. Physiologie Bd. 54. 1893.

[2]) Engelmann: „Über den faserigen Bau der kontraktilen Substanzen, mit besonderer Berücksichtigung der glatten und doppelt schräggestreiften Muskelfasern.“ In Pflügers Arch. f. d. ges. Physiologie Bd. 25. 1881.

diese Pseudopodien zweckmäfsig als „Myopodien“ bezeichnet hat; anderseits hat man mehrfach Fälle beobachtet, wo fadenförmige Pseudopodien amöboïder Zellen pendelartige Schwingungen ausführten, anfangs unregelmäfsig und langsam, später rhythmisch, bis sie sich zu wirklichen, dauernden Wimpern entwickelt hatten. Wenn nicht schon eine sorgfältige Beobachtung der einzelnen Momente bei den verschiedenen Kontraktionserscheinungen allein die Identität des ihnen zu Grunde liegenden Prinzips und ihre Zusammengehörigkeit allen anderen Bewegungsmodis gegenüber deutlich genug bewiese, so bedürfte es nach diesen letzteren Tatsachen keines weiteren Beweises mehr, um ihren genetischen Zusammenhang aufser Zweifel zu setzen.

Die Kontraktionserscheinungen der lebendigen Substanz folgen überall dem gleichen Prinzip. Mag die lebendige Substanz als Amöbe auf den faulenden Blättern einer Wasserpfütze umherkriechen, mag sie sich als weifses Blutkörperchen durch die Saftlücken in den Geweben des tierischen Körpers zwängen, mag sie als Protoplasmanetz in der Zellulosekapsel einer Pflanzenzelle zirkulieren, mag sie als Muskelfaser die Kontraktionen des unermüdlichen Menschenherzens vollführen, mag sie schliefslich als Flimmerhaar im Eileiter des Weibes die unbefruchtete Eizelle in den Uterus hinabführen, um sie der Befruchtung preiszugeben, überall haben wir dieselbe Erscheinung der abwechselnden Kontraktion und Expansion der lebendigen Substanz durch gegenseitige Umlagerung ihrer Teilchen.

2. Die Produktion von Licht.

In den Bewegungen der lebendigen Substanz, vor allem in den Kontraktionserscheinungen, tritt am deutlichsten der Umsatz der in den Körper als Nahrung eingeführten potentiellen Energie in lebendige Energie hervor. Viel weniger in die Augen springend zeigt sich dieselbe Tatsache in der Produktion anderer Formen lebendiger Energie, in der Produktion von Licht, Wärme und Elektrizität, zu deren Nachweis es sogar teilweise sehr komplizierter Methoden und empfindlicher Instrumente bedarf.

Die Produktion von Licht ist nächst der Produktion mechanischer Bewegungsenergie noch am sinnfälligsten und hat von jeher einen geheimnisvollen Zauber auf den Beobachter ausgeübt. Es hat in der Tat einen märchenhaften Reiz, wenn man an einem warmen Abend auf ruhigem Meere bei jedem Ruderschlag das Wasser aufleuchten sieht in hellem, gelblichem Glanze, oder wenn man in einer lauen Frühlingsnacht die Landschaft des Südens erfüllt sieht von tausendfachen Funken, die lautlos aufblitzen und verschwinden und magische Kreise durch die milde Nachtluft ziehen.

Das Leuchten der lebendigen Substanz ist im ganzen Organismenreiche weit verbreitet. Vor allem ist es eine bedeutsame Tatsache, dafs gerade die wunderbaren pelagischen Tiere, deren zarte, glashell durchsichtige Körper die oberen Schichten der Meere erfüllen und als „Plankton“ umhertreiben, fast sämtlich die Fähigkeit des Leuchtens besitzen. Es legt diese Tatsache die Vermutung nahe, dafs die Leuchtfähigkeit der lebendigen Substanz möglicherweise viel weiter verbreitet ist, als wir es wissen, dafs wir das Licht nur nicht

sehen, weil die Organismen nicht durchsichtig sind, oder weil die Lichtproduktion zu schwach ist, als dafs sie durch dickere Körperschichten hindurch gesehen werden könnte; ja, es ist nicht unmöglich, dafs in unserem eigenen Körper gewisse Zellen Licht produzieren. In den meisten Fällen freilich, wie bei den leuchtenden Insekten, dürfte das Leuchtvermögen eine durch Selektion besonders ausgebildete Eigentümlichkeit sein, die ihre eigene Bedeutung für das Leben der betreffenden Tiere hat. Auch bei den pelagischen Seetieren ist eine solche Bedeutung jedenfalls vorhanden, besonders da sie meistens nur auf Reizung plötzlich aufleuchten, so dafs man vermuten kann, dafs das Leuchten als Schreckmittel gegen Feinde dienen mag.

Spontanes Leuchten finden wir viel weniger verbreitet. Es tritt uns besonders entgegen bei gewissen Fäulnisbakterien, die auf faulenden Seefischen und Fleisch leben (Bacterium phosphorescens), sowie bei Pilzen (Agaricus) und bei einzelnen Insekten (Elater, Lampyris etc.).

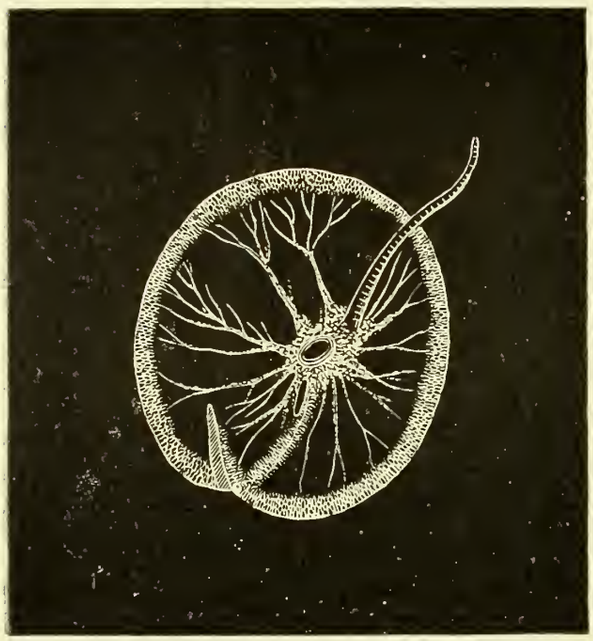


Fig. 117. Noctiluca miliaris, eine pelagisch lebende Geifselzelle, welche auf Reizung leuchtet.

Bezüglich der Art des Lichtes liegen zahlreiche Untersuchungen vor, so z. B. von Panceri und Secchi an Salpen (Pyrosoma), von Mosely an Tiefsee-Cölenteraten (Alcyonarien), und in neuerer Zeit besonders von Langley und Very [1]) an dem Leuchtkäfer Pyrophorus noctilucus. Um einen Vergleich des Insektenlichts mit dem Sonnenlicht zu gewinnen, entwarfen Langley und Very ein Spektrum des Lichts von Pyrophorus und ein Sonnenspektrum übereinander (Fig. 118). Dabei stellte sich heraus, dafs bei gleicher Helligkeit beider Lichtarten das Sonnenspektrum sowohl weiter nach der violetten wie nach der roten Seite hinüberreicht als das Licht des Pyrophorus, dafs dagegen das Licht des Käfers im Grün intensiver ist als das Sonnenlicht.

Dafs die Entstehung einer so eigentümlichen Erscheinung die Aufmerksamkeit der Forscher besonders gefesselt hat, ist leicht begreiflich, und es ist nicht zu verwundern, wenn eine unabsehbare Literatur über die Vorgänge des Leuchtens entstanden ist. Pflüger [1]) hat eine Reihe der physiologisch interessanteren Angaben darüber zusammengestellt. Daraus geht hervor, dafs die verschiedensten Vorstellungen über die Entstehung des Leuchtens der Organismen auf-

[1]) Langley and Very: „On the cheapest form of light, from studies at the Alleghany Observatory.“ In the American Journal of science 3th series, vol. 40. 1890.

[2]) Pflüger: Über die physiologische Verbrennung in den lebendigen Organismen.“ In Pflügers Arch. Bd. 10. 1875. — Derselbe: „Über die Phosphoreszenz verwesender Organismen.“ In Pflügers Arch. Bd. 11. 1875.

getaucht sind. Vor allem hat der dem Laien sehr nahe liegende Gedanke, dafs das Leuchten auf der Anwesenheit von Phosphor beruhe, mit dessen mildem Licht das organische Leuchten eine gewisse äufsere Ahnlichkeit besitzt, früher grofsen Anklang gefunden. Allein, genaue Untersuchungen haben doch gezeigt, dafs das Leuchten der Organismen mit Phosphor schlechterdings in keiner Beziehung steht. Das geht unter anderem schon aus der Tatsache hervor, dafs das Leuchten das Leben der Zelle voraussetzt. Wir können das Leuchten schon an der einzelnen Zelle beobachten, sei es eine freilebende Bakterien-, Infusorien-, Radiolarienzelle, oder sei es eine Gewebezelle eines zusammengesetzten Tier- oder Pflanzenkörpers. Aber stets ist es die lebendige Zelle. Nur die lebendige Bakterienzelle leuchtet und macht in ihrer millionenfachen Anzahl das faule Fleisch der Seefische in geheimnisvollem Licht erglänzen, nur die lebendige Infusorien- und Radiolarienzelle leuchtet und läfst in ihrer ungezählten

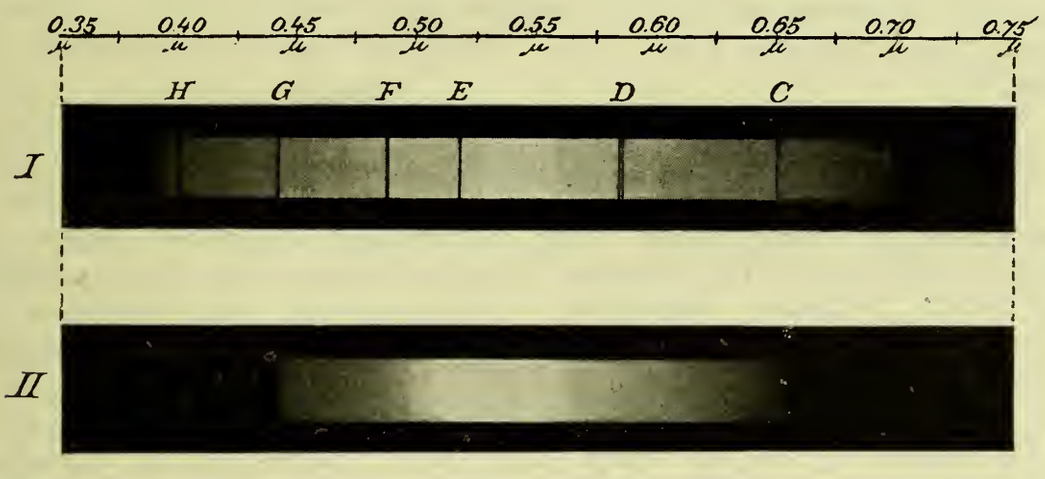


Fig. 118. *I* Spektrum vom Sonnenlicht, *II* Spektrum von Pyrophorus noctilucus. Nach Langley und Very.

Schar im Meer ein magisches Funkensprühen entstehen, nur die lebendigen Gewebezellen der verschiedensten See- und Landtiere sind es, welche die Sommernächte mit ihrem intensiven Licht erhellen. Uberall im ganzen Organismenreiche ist das Leuchten an die lebendige Zelle gebunden, wenn auch, wie R. Dubois[1]) angibt, bei gewissen Tieren, wie z. B. der Bohrmuschel Pholas, die leuchtende Substanz als Zellprodukt vom Körper ausgestofsen werden kann, ohne sofort ihr Leuchtvermögen einzubüfsen. In jedem Falle wird die leuchtende Substanz der leuchtenden Organismen nur im Stoffwechsel der lebendigen Zelle produziert. Phosphor aber ist ein energisches Gift für alle lebendige Substanz, er würde sich also im freien Zustande, wo er leuchtet, unmöglich mit dem Leben der Zelle vertragen. In der Tat hat man denn auch nirgends an leuchtenden Tieren eine Spur von freiem Phosphor oder leuchtenden Phosphorverbindungen gefunden. Indessen können wir mit Sicherheit sagen, dafs das Leuchten der lebendigen Substanz wie beim Phosphor an den Ablauf langsamer Oxydationsprozesse gebunden ist. Das geht vor allem daraus hervor, dafs das Leuchten nur bei Anwesenheit von

[1]) Raphael Dubois: „Anatomie et physiologie comparées de la Pholade dactyle.“ In Annales de l'Université de Lyon, tome 2. 1892.

Sauerstoff fortdauert, dagegen erlischt bei Sauerstoffentziehung, um erst wieder zum Vorschein zu kommen bei erneuter Sauerstoffzufuhr. Ferner hat Fabre[1]) gefunden, dafs der leuchtende Pilz Agaricus während des Leuchtens viel mehr Kohlensäure produziert, als wenn er nicht leuchtet. Schliefslich gehört hierher, was Max Schultze[2]) an den Zellen der Leuchtorgane von Leuchtkäfern beobachtete, nämlich, dafs diese Leuchtzellen immer mit den als Atemröhren dienenden „Tracheen“ in engster Berührung stehen, und wenn man sie unter dem Mikroskop mit Überosmiumsäure zusammenbringt, der letzteren Sauerstoff entziehen, eine Tatsache, die an der Entstehung eines schwarzen Niederschlages zu erkennen ist. Die leuchtenden Zellen verbrauchen also energisch Sauerstoff. Sehr treffend sagt daher Pflüger: „Hier in dem wunderbaren Schauspiel der tierischen Phosphoreszenz hat die Natur uns ein Beispiel gegeben, welches zeigt, wo die Fackel brennt, die wir Leben nennen.“ „Es ist gewifs kein seltener Ausnahmefall, sondern nur die speziellere Äufserung des allgemeinen Gesetzes, dafs alle Zellen fortwährend im Brande stehen, wenn wir das Licht auch nicht mit unserem leiblichen Auge sehen.“

Welche speziellen Oxydationsvorgänge es aber sind, mit denen das Leuchten der lebendigen Organismen verbunden ist, darüber können wir freilich bei der überaus lückenhaften Kenntnis des Stoffwechselchemismus bis jetzt kaum etwas mit einiger Sicherheit sagen. Am meisten Licht haben die schönen Untersuchungen von Radziszewski[3]) über diese Prozesse verbreitet. Radziszewski hat eingehend die Bedingungen studiert, unter denen chemische Stoffe Phosphoreszenzerscheinungen zeigen und hat gefunden, dafs eine ganze Reihe von organischen Körpern leuchtet, wenn sie sich in alkalischer Lösung mit aktivem Sauerstoff langsam verbinden. Solche Körper sind vor allem viele Fette, ätherische Öle, Kohlenwassertoffe und Alkohole. Bei vielen tritt das Leuchten schon unter gewöhnlicher Temperatur, bei anderen erst beim Erwärmen ein. Setzt man z. B. in einem Reagenzglase Ölsäure zu einer alkoholischen Lösung von Kalihydrat, so bemerkt man im Dunkeln ein kurz dauerndes Leuchten beim Auflösen. Läfst man, nachdem das Leuchten aufgehört hat, einen Tropfen Wasserstoffsuperoxydlösung in die Flüssigkeit fallen, so sieht man mit dem zu Boden sinkenden Tropfen einen hellen Lichtstreifen durch das Reagenzglas ziehen, weil das Wasserstoffsuperoxyd aktiven Sauerstoff an die Ölsäure abgiebt. Noch deutlicher zeigt sich dasselbe Phänomen des Leuchtens, wenn man die Ölsäure in reinem Toluol auflöst, das ebenfalls ein phosphoreszenzfähiger Körper ist und dann damit ein Stück Kali- oder Natronhydrat übergiefst. Die Intensität des Leuchtens kann stets durch Umschütteln gesteigert werden, weil durch das Schütteln die freien Sauerstoffatome mit den Molekülen des phosphoreszenzfähigen Körpers noch mehr in Berührung gebracht werden. Tut man z. B. in einen Glaskolben eine aus gleichen Teilen bestehende Mischung von reinem Toluol und Lebertran, welch letzterer aufser Ölsäure auch stets freie

---

[1]) Fabre: In Compt. rend. 41, pag. 1245.

[2]) Max Schultze: „Zur Kenntnis der Leuchtorgane von Lampyris splendidula.“ In Arch. f. mikr. Anatomie Bd. 1.

[3]) Radziszewski: „Über die Phosphoreszenz der organischen und organisierten Körper. In Liebigs Annalen der Chemie Bd. 203. 1880.

Sauerstoffatome einschliefst, wirft in die Mischung einige Stücke Kali- oder Natronhydrat, und erwärmt das Ganze gelinde, so sieht man zunächst im Dunkeln kein Leuchten. Schüttelt man aber den Inhalt des Kolbens nur leicht um, so erblickt man „sofort ein schönes, wie ein Blitzstrahl die ganze Masse durchlaufendes Licht".

Es ist im höchsten Grade wahrscheinlich, dafs es sich beim Leuchten der lebendigen Substanz um analoge Prozesse handelt. Fette und Öle etc. haben wir ja weit verbreitet in der lebendigen Substanz, und Panceri gibt von gewissen leuchtenden Seefischen direkt an, dafs das flüchtige Fett der leuchtende Körper sei. Stoffe, welche eine alkalische Reaktion geben, sind ebenfalls überall in der lebendigen Substanz zu finden, und da wir schliefslich wissen, dafs das Leuchten der Organismen an Oxydationsprozesse geknüpft ist, so sind hier dieselben Bedingungen gegeben wie in den Experimenten von Radziszewski.

3. Die Produktion von Wärme.

Die Produktion von Wärme ist schon weit weniger sinnfällig als die Lichtproduktion. Während wir die Lichtproduktion bereits an der einzelnen Zelle mit Leichtigkeit beobachten können, ist die Wärmeproduktion der einzelnen Zelle wegen der geringen Gröfse des Objekts mit unseren rohen Instrumenten der Temperaturmessung überhaupt nicht messbar. Und dennoch müssen wir annehmen, dafs im Innern einer jeden Zelle Wärme produziert wird, denn in jeder lebendigen Zelle spielen sich Oxydationsprozesse ab, die mit Produktion von lebendiger Energie verlaufen, und die Wärme ist gerade diejenige Form der lebendigen Energie, welche bei allen derartigen Prozessen ausnahmslos, sei es allein, sei es neben anderen Energieformen, resultiert. Ja, wir haben sogar guten Grund, mit Pflüger zu vermuten, dafs in einzelnen Molekülen der lebendigen Substanz, z. B. bei der Entstehung des Kohlensäuremoleküls, blitzartig Temperaturen von mehreren tausend Grad Celsius entwickelt werden, da beispielsweise die Verbrennungswärme des Kohlenstoffs 8000 Kalorien beträgt. Indessen, die Gröfse eines Kohlensäuremoleküls ist verschwindend klein in der Zelle, und das Molekül ist umgeben von einer ungeheuren Zahl von anderen Molekülen, die eine sehr niedrige Temperatur besitzen. Die plötzlich aufblitzende Wärme gleicht sich daher ebenso schnell aus, wie sie entsteht, und da die wärmebildenden Moleküle nicht alle gleichzeitig entstehen, sondern bald hier, bald dort zwischen der grofsen Masse anderer Moleküle auftauchen, so liegt es auf der Hand, dafs die aus dem Ausgleich aller verschiedenen Einzeltemperaturen resultierende Gesamttemperatur der Zelle keine sonderliche Höhe erreichen kann. Dazu kommt, dafs wir mit unseren rohen Methoden der Wärmemessung noch nicht einmal die wirkliche, nach aufsen abgegebene Wärme einer einzelnen Zelle messen können, da der gröfste Teil durch Leitung und Strahlung dabei verloren geht. Es ist daher notwendig, für die Feststellung der Wärmeproduktion nicht die einzelne Zelle, sondern gröfsere Zellenkomplexe zu benutzen, wie sie umfangreiche Gewebemassen oder ganze Organismen bieten.

Am deutlichsten macht sich die Produktion von Wärme bemerkbar am Körper der „homoiothermen" Tiere, der sogenannten Warmblüter. Wir haben schon gesehen, dafs man in neuerer Zeit die althergebrachte Einteilung der Tiere in Warmblüter und Kaltblüter

zweckmäfsig ersetzt hat durch die Einteilung in „homoiotherme“ und „poikilotherme“ Tiere, d. h. in solche, die unter allen äufseren Bedingungen immer die gleiche Körpertemperatur behalten, und solche, deren Körpertemperatur mit der Temperatur der Umgebung steigt und sinkt. Die homoiothermen Tiere zeigen am deutlichsten die Wärmeproduktion des Körpers, weil sie Vorrichtungen haben, die Wärme bis zu einer ganz bestimmten Höhe in sich aufzuspeichern und durch äufserst feine Regulierung auf dieser Höhe zu erhalten. Daher ist der Körper der homoithermen Tiere bei nicht zu hoher Aufsentemperatur stets wärmer als das umgebende Medium. Das läfst sich einfach auf dem Wege thermometrischer Messung feststellen. So besitzt der Körper des Menschen in seinem Innern dauernd eine Temperatur von 37 bis 39° C., an seiner Oberfläche entsprechend der äufseren Abkühlung etwas weniger, in der Mundhöhle etwa 37, in der Achselhöhle ungefähr 36,5° C. Die höchste Körpertemperatur haben die Vögel mit ihrem lebhaften Stoffwechsel, z. B. die Schwalbe bis über 44° C. Dafs aber auch die poikilothermen Tiere, wenn sie unter Bedingungen sich befinden, wo die von ihnen produzierte Wärme aufgespeichert und nicht durch Leitung oder Strahlung an das Medium abgegeben wird, bedeutende Temperaturen erzielen können, geht aus der Tatsache hervor, dafs Bienen in ihrem Bienenkorbe Temperaturen von 30 bis 40° erzeugen. Ja, selbst Pflanzen können, vor allem beim Keimen und bei energischem Wachstum, wo die Stoffwechselprozesse sich besonders lebhaft abspielen, ihre Temperatur thermometrisch erkennbar über die Temperatur der Umgebung erhöhen. So konnte z. B. Sachs an Erbsen, die er auf einem Trichter unter einer Glasglocke (Fig. 119) keimen liefs, mit dem Thermometer eine Temperaturerhöhung von 1,5° C. feststellen. Ganz aufserordentliche Werte aber sind an den Blütenkolben der eigentümlichen Aroïdeen während ihrer Entwicklung beobachtet worden. Hier fand man nicht selten Temperatursteigerungen von 15° C. Auch bei der Vergärung von Zuckerlösungen wird durch die Hefezellen eine Temperatursteigerung der Zuckerlösung erzeugt, die unter günstigen Bedingungen mehr als 14° C. betragen kann.

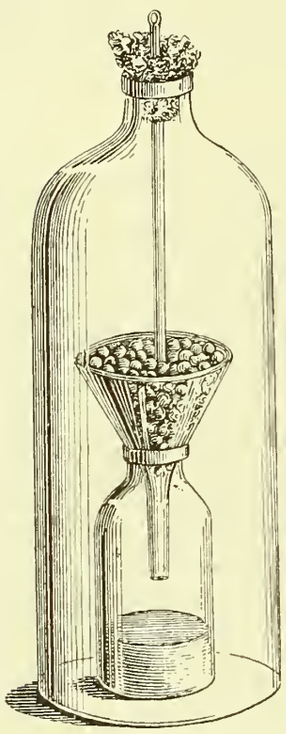
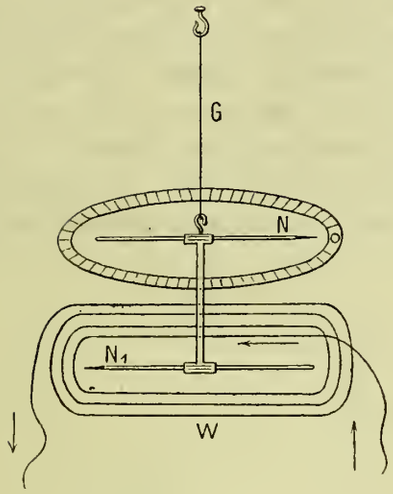
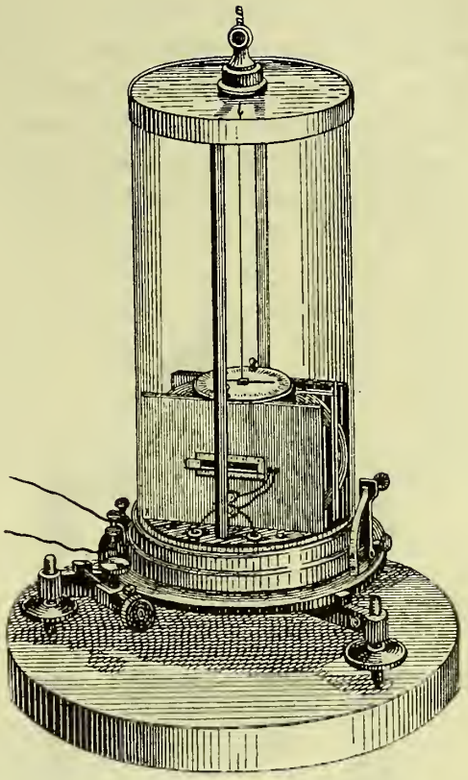


Fig. 119. Vorrichtung zum Nachweis der Temperaturerhöhung beim Keimen von Erbsen. Unter einer Glasglocke befindet sich ein Trichter mit keimenden Erbsen, in die ein Thermometerrohr hineinragt. Nach Sachs.

Um feinere Temperaturveränderungen festzustellen, besonders an den Geweben der poikilothermen Tiere, reicht die rohe Methode der Temperaturmessung mit dem Thermometer nicht aus, und man hat sich daher der feineren Methode der thermoëlektrischen Temperaturmessung bedient. Bekanntlich wird in einem thermoëlektrischen Element, das aus zwei verschiedenen, an einem Ende miteinander verlöteten Metallstücken (am besten Neusilber und Eisen oder Antimon und Wismuth) besteht, durch die geringste Erwärmung der Lötstelle eine elektrische Spannung erzeugt. Verbindet man



I



II

Fig. 120. Multiplikator. *I* Schema desselben. An einem Kokonfaden G hängt das astatische Nadelpaar mit den Nordpolen N und N_1. Um die untere Nadel sind die Drahtwindungen W herumgeleitet, die obere Nadel bewegt sich über einer graduierten Scheibe. Nach Landois. *II* Multiplikator fertig aufgestellt. Nach Cyon.

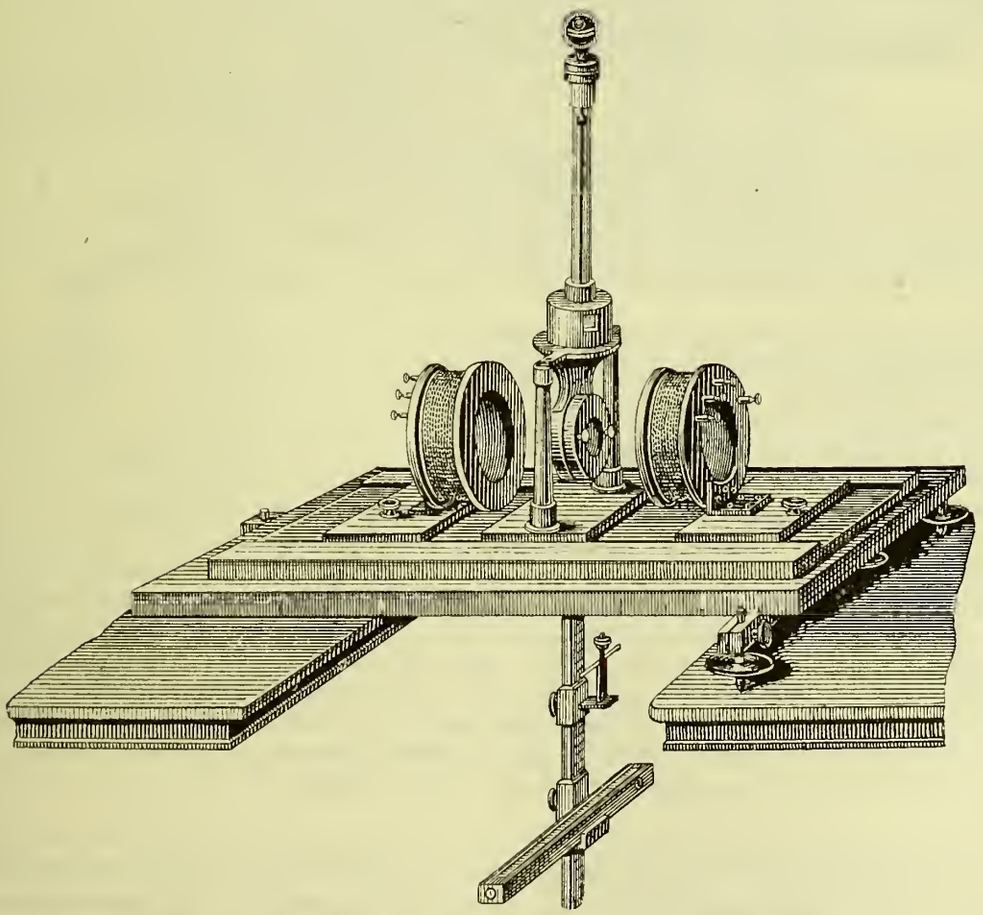


Fig. 121 *a*. Spiegelgalvanometer. Auf einem Brett befindet sich ein von zwei Säulen getragenes Stativ, an dem in einer Glasröhre von oben her ein Kokonfaden mit einem Magnetring herunterhängt. Zu beiden Seiten befinden sich zwei Drahtrollen. Nach Cyon.

daher die beiden freien Enden der Metalle durch einen Draht, so dafs ein geschlossener Kreis entsteht, so kann man von ihnen einen elektrischen Strom ableiten, dessen Vorhandensein durch die Ablenkung einer in seiner Nähe befindlichen Magnetnadel angezeigt wird. Für den Nachweis ganz schwacher elektrischer Ströme dienen besonders empfindliche Apparate, der „Multiplikator“ und das „Galvanometer“, deren Magnete schon bei den feinsten Strömen einen Ausschlag geben.

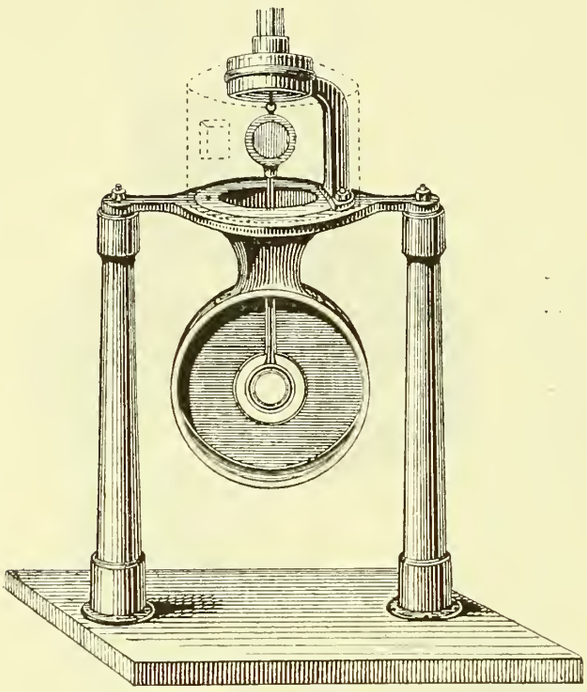


Fig. 121 β.

Fig. 121 β. Das Stativ allein mit dem Magnetring in der Mitte, der oben mit einem kleinen Spiegel in Verbindung steht, welcher alle Bewegungen des in einem Gehäuse aufgehängten Magnetrings mitmacht. Nach Cyon.

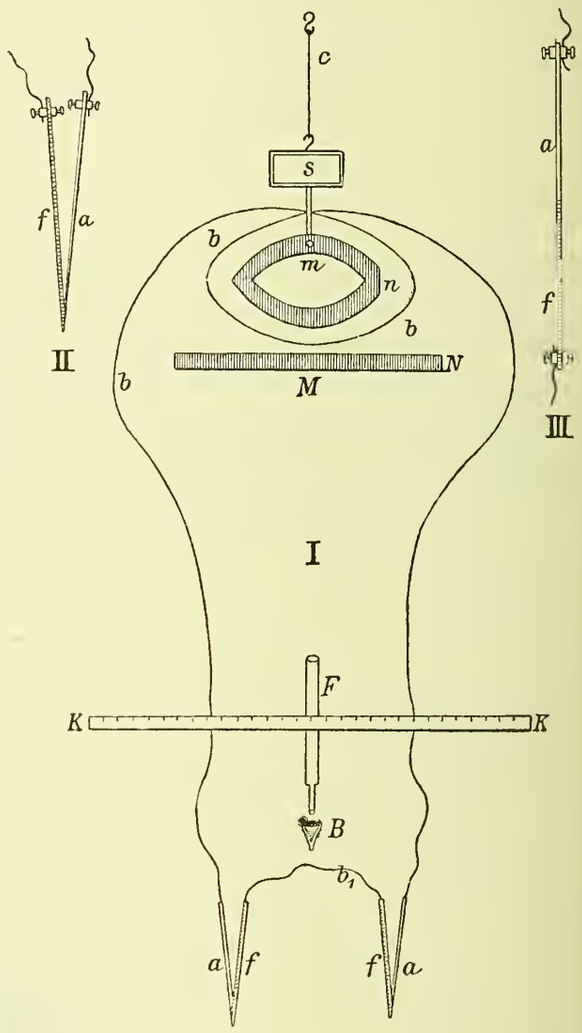


Fig. 121 γ.

Fig. 121 γ. *I* Versuchsanordnung für eine thermoëlektrische Messung. *a*, *f* Thermoëlektrische Nadeln, die einerseits durch den Draht *b*, andrerseits durch den Draht b_1 miteinander verbunden sind, welcher letztere um den Magnetring *m* mit dem Nordpol *n* in Windungen herumgeht. Der Magnetring *m* ist an einem Kokonfaden *c* aufgehängt und fest mit einem Spiegel *s* verbunden. Vor dem Magnetring befindet sich ein Magnetstab *M* mit dem Nordpol *N* in einer solchen Entfernung, dafs der Magnetring sich eben grade noch nach Norden einstellen kann. Daher genügt eine aufserordentlich geringe Stromintensität, um ihn aus seiner Lage abzulenken. Vor dem Galvanometer befindet sich ein Fernrohr *F* mit einer Skala *KK*, deren Spiegelbild der Beobachter *B* in dem Spiegel *S* des Galvanometers beobachten kann, so dafs er jede Bewegung des Spiegels resp. des Magnetrings an der Verschiebung des Spiegelbildes der Skala wahrnimmt. *II* und *III* Verschiedene Formen thermoëlektrischer Nadeln. *a* Neusilber, *f* Eisen. Nach Landois.

Der Multiplikator besteht aus einem leicht beweglich aufgehängten „astatischen Nadelpaar“, d. h. zwei horizontalen Magnetnadeln, die beide parallel übereinander so befestigt sind, dafs der Nordpol der einen über dem Südpol der anderen liegt. In der Nähe der unteren Magnetnadel ist der Draht des Stromkreises zu einer Rolle von aufser-

ordentlich vielen Touren aufgewickelt, so daſs, wenn ein Strom hindurchgeht, jede einzelne Windung in gleichem Sinne ablenkend auf die Magnetnadel wirkt. Die obere Magnetnadel befindet sich über einer in Grade eingeteilten Scheibe, so daſs man hier die Ablenkung der Magnetnadel messen kann (Fig. 120). Beim Galvanometer (Fig. 121) hat der Magnet die Form eines Ringes, der an einem Kokonfaden in dem Hohlraum der windungsreichen Drahtrolle aufgehängt ist, und an dem Ringe ist ein kleiner Spiegel befestigt, der alle Bewegungen des Ringes mitmacht (Fig. 121 β und γs. In einiger Entfernung von dem Apparat steht ein Fernrohr, an dem sich eine Skala befindet, deren Spiegelbild man bei genauer Einstellung durch das Fernrohr im Spiegel des Galvanometers beobachtet (Fig. 121 γ). Die geringte Ablenkung des Magnetringes zeigt sich daher im Fernrohr durch eine Verschiebung des Spiegelbildes der Skala an. Nach dem Umfang dieser Verschiebung kann man die Stärke des elektrischen

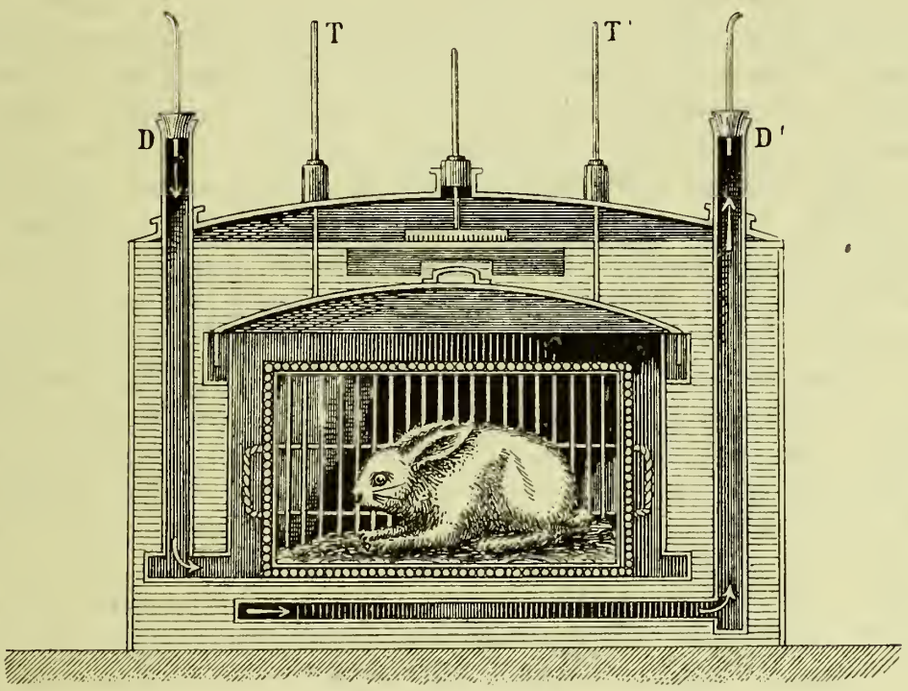


Fig. 122. Dulongs Wasserkalorimeter. Kasten mit doppelter Wand. In dem breiten Raume zwischen beiden Wänden befindet sich Wasser, durch das in Schlangenwindungen ein Rohr nach dem Innern des Kastens läuft, um von auſsen her bei D dem Tiere, das sich im Kasten befindet, Luft zuzuführen und die verbrauchte Luft durch D' wieder abzuführen. Bei T u. T' befinden sich Thermometer. Nach Rosenthal.

Stromes und danach empirisch die Gröſse der Erwärmung des thermoëlektrischen Elements, oder besser einer ganzen Säule von thermoëlektrischen Elementen berechnen und so die feinsten Temperaturveränderungen feststellen, die ein lebendiges Gewebe erfährt. Bei derartigen Untersuchungen hat sich herausgestellt, daſs bei stärkerer Tätigkeit der Zellen eines Gewebes, etwa einer Drüse oder eines Muskels, auch eine höhere Temperatur erzeugt wird als bei geringerer Tätigkeit oder in der Ruhe. Das ist ein Ergebnis, das mit unseren Auffassungen von der Wärmeproduktion im besten Einklang steht, denn die stärkere Tätigkeit der Zellen beruht auf einem stärkeren Stoffwechsel in ihnen, und die Wärme ist eine Erscheinung, die aus den chemischen Umsetzungen in der Zelle resultiert. Übrigens ist es

eine alte Erfahrung, dafs man sich durch angestrengte Muskeltätigkeit in ergiebigster Weise erwärmen kann.

Alle Temperaturmessungen, sei es mit dem Thermometer, sei es auf thermoëlektrischem Wege, dienen indessen nur dazu, die Höhe der Temperatur, die an irgend einer Stelle des Organismus zu irgend einer Zeit herrscht, festzustellen. Sie geben keinen Aufschlufs über die Wärmemenge, die der Organismus oder das einzelne Gewebe produziert. Allein, auch diese Wärmemenge hat man festzustellen gewufst, indem man die Anzahl der Wärmeeinheiten oder „Kalorien" untersuchte, die ein lebendiger Körper in einer bestimmten Zeit nach aufsen abgibt. So entstand neben der „Thermometrie" die „Kalorimetrie". Bekanntlich ist eine Kalorie diejenige Wärmemenge, welche notwendig ist, um 1 Kilogramm Wasser von 0° C. auf 1° C. zu erwärmen. Um daher die Anzahl der Kalorien zu messen, welche ein lebendiger Körper, etwa ein Tier, in einer bestimmten Zeit produziert, hat man ein Wasserkalorimeter konstruiert, das aus einem ringsherum verschliefsbaren Kasten mit doppelter Wandung besteht. Der Raum zwischen den beiden Wänden wird mit Wasser gefüllt, in den Kasten selbst kommt das Tier hinein, und das Ganze wird durch einen nicht wärmeleitenden Mantel vor Abkühlung oder Erwärmung von aufsen her geschützt. Die Wärme, welche das Tier produziert, teilt sich dem Wasser mit und erhöht die Temperatur desselben, die man an einem Thermometer, das im Wasser steckt, ablesen kann. Verschiedene Einrichtungen dienen noch dazu, um die Fehlerquellen, welche auf etwaigem Verlust von Wärme beruhen, möglichst einzuschränken. So kann man aus der Menge des Wassers und der Erwärmung desselben in einer bestimmten Zeit die Wärmeproduktion des Tieres annähernd genau feststellen. In neuerer Zeit ist das Wasserkalorimeter mehr durch das Luftkalorimeter verdrängt worden, bei dem der Käfig, in welchem das Versuchstier sich befindet, umgeben ist von einem geschlossenen Luftmantel, dessen Luft durch die vom Tiere abgegebene Wärme ausgedehnt wird, so dafs aus dem Grade ihrer Ausdehnung die Menge der produzierten Wärme sich leicht berechnen läfst. Teils mit der einen, teils mit der anderen Methode haben Dulong, Desprez, Helmholtz, Rosenthal und Rubner die vom tierischen Körper produzierte Wärmemenge festgestellt. Da die sämtliche tierische Wärme aus der in den Körper eingeführten chemischen Energie der Nahrung stammt, und da alle Energie des Körpers, falls dieser keine Arbeit leistet, in letzter Instanz in Wärme umgesetzt wird, so mufs die in Kalorien ausgedrückte Menge der chemischen Energie, welche in den Körper durch die Nahrung eingeführt wird, nach dem Gesetz von der Erhaltung der Energie gleich sein der Menge der vom Körper nach aufsen abgegebenen Wärme. In der Tat hat sich auch dieses Resultat aus den Versuchen mit aller nur erreichbaren Genauigkeit ergeben, und damit ist die Gültigkeit des Gesetzes von der Erhaltung der Energie auch für den lebendigen Körper noch experimentell erhärtet.

4. Die Produktion von Elektrizität.

Die Produktion von Elektrizität ist bisher nur in einem Falle an der einzelnen Zelle nachgewiesen worden, und zwar an den grofsen Pflanzenzellen der Algengattung Chara. Im allgemeinen sind selbst

unsere feinsten Apparate zu roh, um sie auf die winzige Zelle anzuwenden. Es bedarf also auch hier gröfserer Zellenkomplexe zur Untersuchung. Die Fälle aber, wo man an solchen die Elektrizitätsproduktion ohne besondere Hilfsmittel wahrnehmen kann, sind noch viel geringer an Zahl, als die Fälle der direkt wahrnehmbaren Wärmeproduktion, die ja alle homoiothermen Tiere zeigen. Die Produktion von Elektrizität ist ausschliefslich da ohne weiteres zu beobachten, wo sie im grofsen Mafsstabe erfolgt, d. h. nur bei den elektrischen Fischen, deren heftige Schläge denn auch bereits den Alten bekannt waren. Im übrigen ist die Geschichte der tierischen Elektrizitätslehre eng mit der Entdeckung des Galvanismus verbunden und knüpft sich an die Namen Galvani und Volta selbst. Gewifs ist es ein merkwürdiger Zufall, dafs die Entdeckung der physikalischen Tatsache des Galvanismus gerade von physiologischen Erscheinungen ausgehen mufste.

Es war an einem Septemberabend des Jahres 1786, als in der altertümlichen Universitätsstadt Bologna Aloisio Galvani auf der Terrasse seines Hauses Untersuchungen über den Einfluſs der atmosphärischen Elektrizität auf abgehäutete Froschschenkel anstellte, wie er sie schon mehrere Jahre früher in Gemeinschaft mit seiner frühverstorbenen Gattin Lucia ausgeführt hatte. Er zog dabei durch die noch mit den Nerven zusammenhängende Wirbelsäule eines Frosches einen kupfernen Haken. Da, als er dieses Präparat auf das eiserne Geländer der Terrasse legte, bemerkte er zu seinem Erstaunen, dafs jedesmal, wenn der Haken das Geländer berührte, die darauf liegenden Froschschenkel heftige Zuckungen ausführten. Diese einfache Beobachtung sollte der Ausgangspunkt für die Entdeckung der Berührungselektrizität werden, deren unabsehbare Tragweite in kultureller Beziehung erst unsere Zeit würdigen lernen durfte. Alessandro Volta fand nämlich die Erklärung dieser Erscheinung, indem er feststellte, dafs bei der Berührung von zwei verschiedenen Metallen mit einem feuchten Leiter eine elektrische Spannung entsteht, die sich in Form eines elektrischen Stromes ausgleicht, sobald die Metalle miteinander verbunden werden. Die Nerven und Muskeln des Frosches bildeten bei Galvanis Anordnung diese feuchte Leitung zwischen dem Kupferhaken und dem Eisengeländer. So ging der Strom durch die Muskeln und reizte sie, dafs sie zuckten. Leider kämpfte Galvani gegen diese richtige Deutung Voltas selbst an, da er sich vorstellte, dafs die Zuckung der Froschschenkel durch Elektrizität, die in ihnen selbst entstände, hervorgerufen sei. Allein, auch dieser Irrtum sollte den glücklichen Mann wieder zu einer neuen Entdeckung führen. Da er bemüht war, Volta zu beweisen, dafs die Berührung der Metalle zum Zustandekommen der Zuckung nicht notwendig sei, so suchte er die Zuckung auch ohne Metalle zu erzeugen, und das gelang ihm, indem er den frisch präparierten Nerven eines Froschschenkels an seinem freien Ende mit dem Muskelfleisch in Berührung brachte. In diesem Versuch wird, wie wir jetzt wissen, der Nerv in der Tat von dem im Muskel selbst produzierten elektrischen Strome gereizt, und so wurde Galvani Entdecker der tierischen Elektrizität, wie er vorher, wenn auch unbewufst, Entdecker der Berührungselektrizität geworden war.

Um die weitere Entwicklung der Lehre von der tierischen Elektrizität bemühten sich Pfaff, Humboldt, Ritter, Nobili, Matteucci

und andere; allein, erst den klassischen Untersuchungen Du Bois-Reymonds [1]) war es vorbehalten, dieses damals noch halb mystische Gebiet der Physiologie, das als eine der Hauptstützen für die Lehre von der Lebenskraft galt, auf eine klare, exakte Grundlage zu stellen, und zwar dadurch, dafs er zunächst eine zuverlässige und umfangreiche Untersuchungsmethodik schuf. Versuchsobjekte bildeten aus naheliegenden Gründen anfangs nur die Muskeln und Nerven des Frosches. Allein, bald zog Du Bois-Reymond auch die interessanten Erscheinungen der elektrischen Fische mit in den Kreis seiner Untersuchungen, und zahlreiche Forscher, wie H. Munk, Hermann, Engelmann, Hering, Bernstein, und in neuester Zeit besonders Biedermann [2]), Boruttau und Waller untersuchten die elektrischen Erscheinungen an den verschiedensten tierischen Geweben sowie auch an Pflanzen. Eine zu-

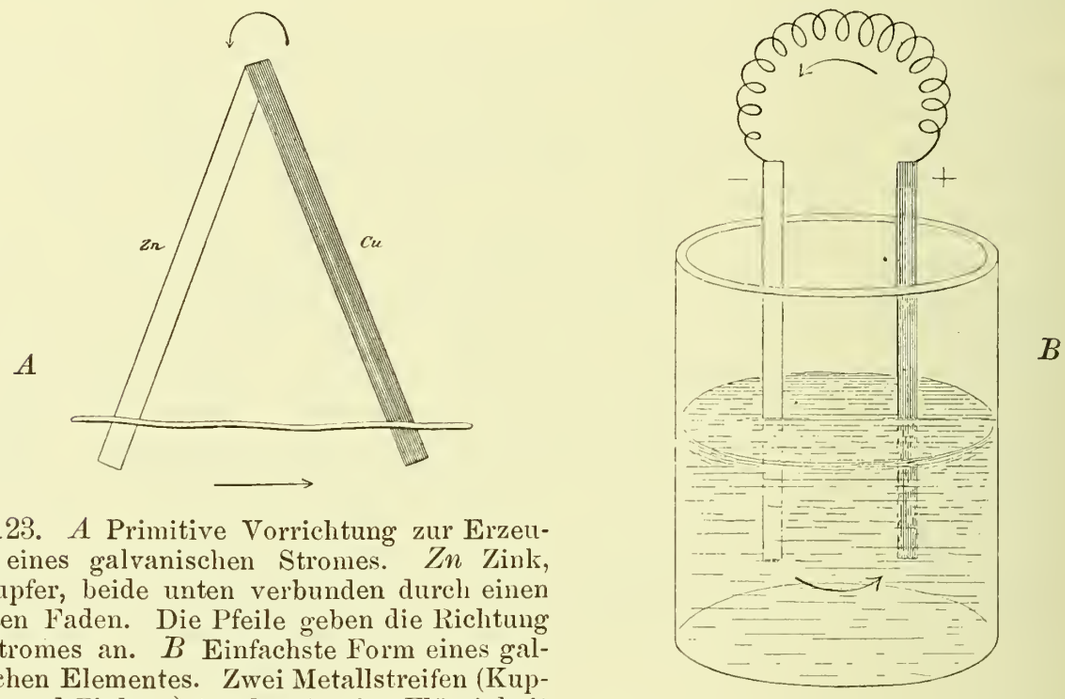


Fig. 123. *A* Primitive Vorrichtung zur Erzeugung eines galvanischen Stromes. *Zn* Zink, *Cu* Kupfer, beide unten verbunden durch einen feuchten Faden. Die Pfeile geben die Richtung des Stromes an. *B* Einfachste Form eines galvanischen Elementes. Zwei Metallstreifen (Kupfer + und Zink —) tauchen in eine Flüssigkeit und sind an ihren freien Enden metallisch miteinander verbunden. Der Strom geht in der Richtung der Pfeile.

sammenfassende Übersicht über die elektrophysiologischen Erscheinungen und Probleme hat in knapper und klarer Darstellung kürzlich Mendelssohn [3]) gegeben. Den Schlüssel für das Verständnis der elektrischen Erscheinungen an der lebendigen Substanz verdanken wir den Untersuchungen von Hermann. Dafs aber die Lehre von der tierischen Elektrizität eines der bestgekannten Gebiete der Physiologie werden konnte, das ist unstreitig das Verdienst der grundlegenden Arbeiten Du Bois-Reymonds.

Die einfachste Methode, einen galvanischen Strom zu gewinnen, ist bekanntlich die, dafs man zwei verschiedene Metallstreifen, etwa Kupfer und Zink, die an ihrem einen Ende miteinander verlötet sind,

---

[1]) Du Bois-Reymond: „Untersuchungen über tierische Elektrizität.“ Berlin 1848.

[2]) W. Biedermann: „Elektrophysiologie.“ 2 Bde. Jena 1895. Hier ist das ganze Gebiet unter Berücksichtigung der sämtlichen Literatur zusammengefafst.

[3]) M. Mendelssohn: „Les phénomènes électriques chez les êtres vivants.“ (Sammlung „Scientia“) Paris 1902 (C. Naud).

an ihren freien Enden mit einem „feuchten Leiter“, etwa einem nassen Faden, in Berührung bringt (Fig. 123 *A*). Im Moment, wo die beiden freien Metallenden durch den feuchten Leiter miteinander verbunden werden, beginnt ein elektrischer Strom in dem geschlossenen Kreise zu fliefsen, der vom Zink durch den feuchten Leiter nach dem Kupfer, und vom Kupfer durch die Lötstelle wieder auf das Zink übergeht und so lange zirkuliert, als der Kreis geschlossen bleibt. Es ist das die Anordnung, welche dem ursprünglichen Galvanischen Experiment entspricht, bei dem der Nerv den feuchten Leiter zwischen den beiden Metallen Kupfer und Eisen vorstellte. Dieses Prinzip, einen galvanischen Strom zu erzeugen, ist in etwas vervollkommneter Form in den „galvanischen Elementen“ verwandt worden (Fig. 123 *B*), in denen als feuchter Leiter eine Flüssigkeit benutzt wird, während die beiden Metalle, welche mit ihren unteren Enden in den Flüssigkeitsbehälter tauchen, an ihren oberen Enden anstatt durch Lötung durch einen Kupferdraht miteinander in Berührung stehen, was den Vorteil hat, dafs man mittels des biegsamen Drahtes den Strom hinleiten kann, wo man ihn gerade braucht.

Über die Entstehung eines galvanischen Stromes im Element hat in neuerer Zeit Nernst[1]) eine Vorstellung entwickelt, die sich in der Elektrochemie als aufserordentlich fruchtbar erwiesen hat. Die Theorie von Nernst schliefst sich aufs engste an die Anschauungen an, die wir durch die Untersuchungen von van t'Hoff über die Natur der Lösungen gewonnen haben. Bekanntlich gelten nach diesen Anschauungen für die Lösungen dieselben Gesetze wie für die Gase. Die Moleküle des gelösten Stoffes bewegen sich in dem Lösungsmittel mit einer bestimmten Geschwindigkeit durcheinander, indem sie fortwährend gegeneinander und gegen die Wände des Gefäfses stofsen, abprallen, wieder anstofsen und so fort. Auf diese Weise übt der gelöste Stoff einen gewissen Druck aus, der als „osmotischer Druck“ bezeichnet wird. Ferner unterliegen in einer Lösung, wie bereits Clausius[2]) ausgeführt hat, die Moleküle einem fortwährenden Zerfall in ihre Atome resp. Atomkomplexe, und einer fortwährenden Neubildung aus denselben. Während aber das geschlossene Molekül als Ganzes nach aufsen hin elektrisch indifferent ist, haben die verschiedenartigen Atome eines Moleküls, etwa des Wassers (H_2O), wenn sie frei sind, verschiedene Elektrizität, und zwar der Wasserstoff (H) positive, der Sauerstoff (O) negative.

Man bezeichnet jetzt allgemein die mit negativer Elektrizität geladenen Atome oder Atomgruppen als „negative Ionen“ oder „Anionen“, die mit positiver Elektrizität geladenen als „positive“ oder „Kationen“. Nun haben die Metalle nach Nernsts Theorie eine grofse Neigung, ihre Moleküle als Kationen an die Lösungen gewisser Salze abzugeben, und zwar wird diese Abgabe von Kationen um so gröfser sein, je gröfser die Lösungstension des Metalls ist. Durch die Abgabe der Kationen wird im Metall das elektrische Gleichgewicht gestört, denn da in dem nach aufsen elektrisch indifferenten Metall beide Elektrizitäten in gleicher Menge angenommen werden müssen, so mufs entsprechend der Menge von positiver Elektrizität,

---

[1]) Nernst in Zeitschr. f. physik. Chemie Bd. 2, S. IV.

[2]) Clausius: „Über die Elektrizitätsleitung in Elektrolyten.“ In Poggendorffs Annalen 101. 1856.

die durch die in Lösung gehenden Kationen das Metall verläfst, eine gleiche Menge von negativer Elektrizität frei werden, die dem Metall eine negative Ladung gibt. Umgekehrt mufs der Zuwachs an positiven Ionen der an sich nach aufsen elektrisch indifferenten Flüssigkeit eine elektrisch positive Ladung verleihen. Taucht man nun in die Lösung ein anderes Metall, dessen Lösungstension geringer ist als die des ersten Metalls, so werden sich auf diesem Metall jetzt umgekehrt aus der Flüssigkeit Kationen anlagern und demselben eine positive Ladung mitteilen. Es wird also eine elektrische Spannung zwischen beiden Metallen bestehen, und wenn man beide durch einen Leiter miteinander verbindet, wird in dem so geschlossenen Kreise ein elektrischer Strom zirkulieren, so lange wie zwischen den Metallen und der Lösung die entsprechenden elektrochemischen Umsetzungen stattfinden.

Wie wir durch die Untersuchungen der Elektrochemie, besonders seit der enormen Entwicklung, welche diese Wissenschaft nach den glänzenden Arbeiten von Kohlrausch, Arrhenius, Nernst u. a. erfahren hat, wissen, kann bei den verschiedensten chemischen Prozessen eine Störung des elektrischen Gleichgewichts eintreten. Bei den ver-

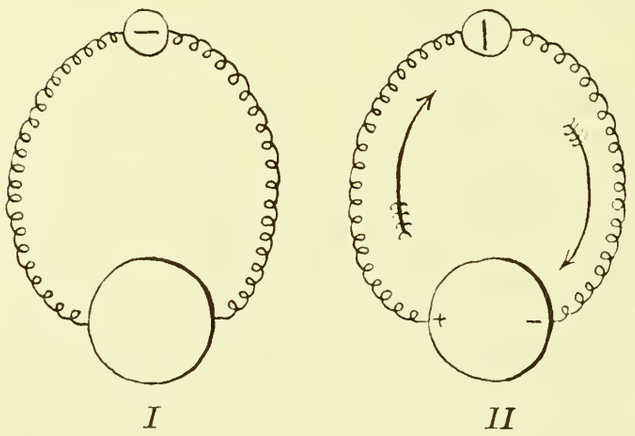
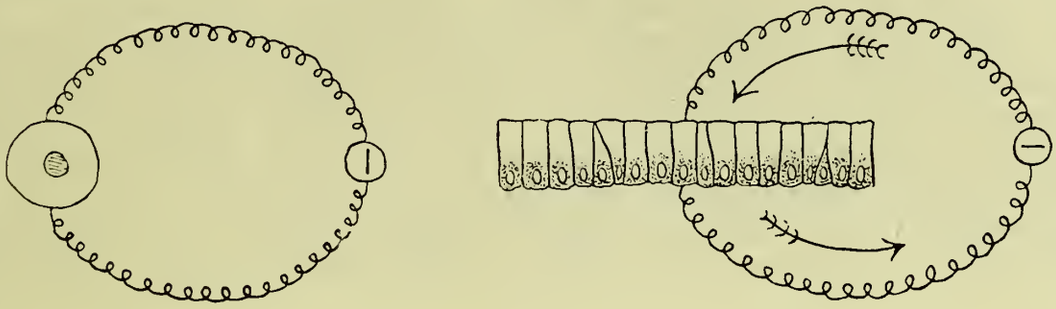


Fig. 124. Schema.
I Ein Flüssigkeitstropfen, in dem die chemischen Prozesse an allen Punkten gleichartig sind, ist stromlos. *II* Ein Flüssigkeitstropfen, in dem an zwei verschiedenen Stellen verschiedenartige chemische Prozesse verlaufen, gibt einen Strom. Der grofse Kreis ist der Flüssigkeitstropfen, der kleine der Multiplikator mit Magnetnadel. Beide sind verbunden durch Drähte.

schiedenartigsten chemischen Spaltungsprozessen können positive und negative Ionen freiwerden. Finden die gleichen chemischen Prozesse an allen Punkten eines materiellen Systems in gleichem Umfange statt, so läfst sich davon kein Strom ableiten, denn es besteht keine Spannung zwischen den Ableitungspunkten, weil an beiden sowohl positive als negative Atomgruppen in gleicher Menge entstehen (Fig. 124 *I*). Verlaufen aber in einem materiellen System, wie es eine Flüssigkeitsmasse vorstellt, verschiedenartige chemische Umsetzungen räumlich gesondert, so kann sich zwischen diesen beiden Punkten stets eine elektrische Spannung entwickeln, wenn z. B. die positiven und negativen Ionen, welche dabei frei werden, verschiedene Wanderungsgeschwindigkeit bei ihrer Diffusion besitzen, so dafs Konzentrationsdifferenzen in der elektrischen Ladung der beiden Ableitungsstellen entstehen. Es kann dann von diesen Punkten, solange die Prozesse andauern, ein galvanischer Strom nach aufsen abgeleitet werden (Fig. 124 *II*). Die Bedingungen, unter denen ein galvanischer Strom entsteht, können wir also in folgendem Satz ausdrücken: Von einem materiellen System ist ein Strom nach aufsen ableitbar, wenn in ihm chemische Prozesse auf-

treten, welche zur Entstehung von Differenzen in der elektrischen Ladung an beiden Ableitungsstellen Anlafs geben.

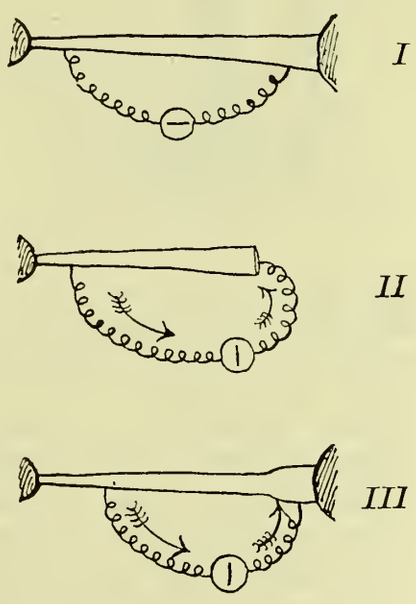
Dieser Satz hat seine Gültigkeit für die lebendige Substanz ebenso wie für die leblose. Die lebendige Substanz einer Zelle ist ein Flüssig-



I *II*

Fig. 125. Schema. *I* Eine Zelle, in der an allen Punkten ihrer lebendigen Substanz die gleichen chemischen Prozesse stattfinden, ist stromlos. *II* Polar differenzierte Zellen (z. B. Schleimhautzellen), bei denen an einem Pol andere chemische Prozesse ablaufen wie am anderen, geben einen Strom.

keitstropfen, in dem sich komplizierte chemische Umsetzungen dauernd vollziehen. Sind dieselben an allen Punkten der Zelle gleich, so kann von der Zelle kein Strom abgeleitet werden (Fig. 125 *I*); sind sie aber an zwei verschiedenen Polen der Zelle qualitativ oder quantitativ verschieden, so dafs sie zu Differenzen in der elektrischen Ladung Veranlassung geben, so resultiert eine Spannung zwischen diesen beiden Polen, und wenn man sie durch einen Schliefsungsbogen miteinander verbinden könnte, würde man einen Strom im Schliefsungskreise erhalten. An der einzelnen Zelle kann man freilich wegen ihrer Kleinheit diesen Versuch kaum anstellen, aber für den Zellenkomplex, für das Gewebe mufs das gleiche gelten wie für die einzelne Zelle. Hier, am gröfseren Zellenkomplex, kann man auch in der Tat dieses Verhalten leicht konstatieren, und Hermanns[1]) „Differenztheorie“, welche sagt, dafs nur dann von einem Gewebe (Muskel, Nerv, Schleimhaut etc.) ein Strom ableitbar ist, wenn an den beiden Ableitungsstellen verschiedenartige Prozesse stattfinden, ist nur der Ausdruck der tatsächlichen Verhältnisse. Ein ruhender unverletzter Muskel, wie z. B. der Musculus sartorius vom Frosch, an dem man sich am besten davon überzeugen kann, ist stromlos, weil an jeder Stelle dieselben inneren Vorgänge in gleicher Intensität stattfinden. Bringen wir aber an zwei Stellen des Muskels künstlich eine

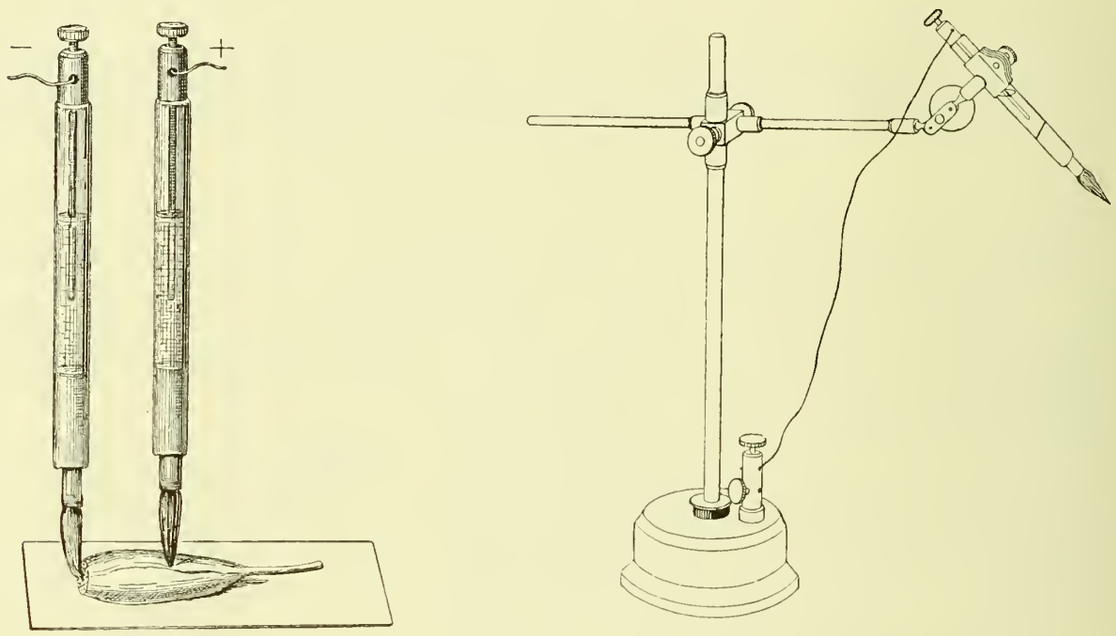


I *II* *III*

Fig. 126. Schema. Musculus sartorius vom Frosch. An beiden Enden befinden sich die Knochenansätze. *I* Unverletzt und ruhend ist er stromlos. *II* Verletzt (Querschnitt) gibt er einen Strom, und zwar ist die verletzte Stelle negativ. *III* Tätig (es läuft eine Kontraktionswelle von rechts her über den Muskel) gibt er einen Strom. Die tätige Stelle ist negativ.

[1]) Hermann: „Untersuchungen zur Physiologie der Muskeln und Nerven.“ I—III. Berlin 1868.

Differenz hervor, indem wir die eine Stelle erwärmen, oder indem wir einen Querschnitt machen, der mit einem lokalen Zerfall der lebendigen Substanz verbunden ist, oder indem wir schliefslich eine Kontraktionswelle über den Muskel hinlaufen lassen, so bekommen wir einen elektrischen Strom, und zwar verhält sich dann die erwärmte oder absterbende oder kontrahierte Stelle negativ zu jeder normalen. Gewebe, deren Zellen nicht polare Verschiedenheiten besitzen, zeigen im ungestörten Zustande niemals einen Strom, dagegen kann man von Drüsen und Schleimhäuten, deren Zellen polar differenziert sind, in der Weise, dafs der untere Teil des zylindrischen Zellkörpers andere Stoffe und Stoffumsetzungen beherbergt als der obere, auch in ungestörtem Zustande stets verhältnismäfsig starke Ströme ableiten (Fig. 125 *II*). Interessant ist die von Mendelssohn gefundene Tat-



I *II*

Fig. 127. Unpolarisierbare Elektroden. *I* Zwei unpolarisierbare Elektroden sind an einen durchschnittenen Wadenmuskel des Frosches angelegt. *II* Eine unpolarisierbare Elektrode in ihrem Stativ.

sache, dafs der herausgeschnittene Nerv bei Ableitung von beiden Querschnitten einen axialen Strom zeigt, welcher der Richtung der Nervenleitung entgegengesetzt, d. h. beim motorischen Nerven zentripetal, beim sensiblen zentrifugal, verläuft.

Nach den obigen Betrachtungen ist es selbstverständlich, dafs man aus dem Auftreten von elektrischen Spannungen in lebendigen Objekten schlechterdings keinen Schlufs ziehen kann auf die Art der Prozesse, die währenddessen in der lebendigen Substanz sich abspielen. Es können, wie gesagt, die allerverschiedenartigsten chemischen Umsetzungen zu elektrischen Spannungen bezw. zu elektrischen Strömen Veranlassung geben. Die Hoffnung der älteren Physiologie, durch die Erforschung der Gesetzmäfsigkeit bei der Elektrizitätsproduktion des lebendigen Objekts Aufschlüsse über den eigentlichen Lebensprozefs selbst zu gewinnen, dürfte daher nach der heutigen Entwicklung der Elektrochemie als gescheitert zu betrachten sein. Die ungeheure Bedeutung, die man einst der Erforschung dieser Lebenserscheinungen beilegte, hat sich heute auf ein bescheidenes Mafs reduziert.

Den Nachweis der Ströme führen wir wie bei den auf thermoëlektrischem Wege entstehenden Strömen mittels des Multiplikators oder Galvanometers oder auch des Kapillarelektrometers. Indessen ist hierbei eine besondere Vorrichtung der ableitenden Elektroden notwendig, um falsche Resultate zu vermeiden. Läfst man nämlich durch einen Draht, dessen Enden in einen feuchten Leiter tauchen, längere Zeit einen Strom gehen, so treten an den beiden Enden des Drahtes, den Elektroden, elektrolytische Zersetzungsprodukte des feuchten Leiters auf und sammeln sich hier an. Die Ausscheidung dieser Produkte an den beiden Drahtpolen bedingt eine elektrische Spannung, welche zu einem, dem ursprünglichen entgegengesetzt gerichteten Strome, dem sogenannten „Polarisationsstrom", führt. Es liegt auf der Haud, dafs, je stärker sich der Polarisationsstrom entwickelt, um so mehr die

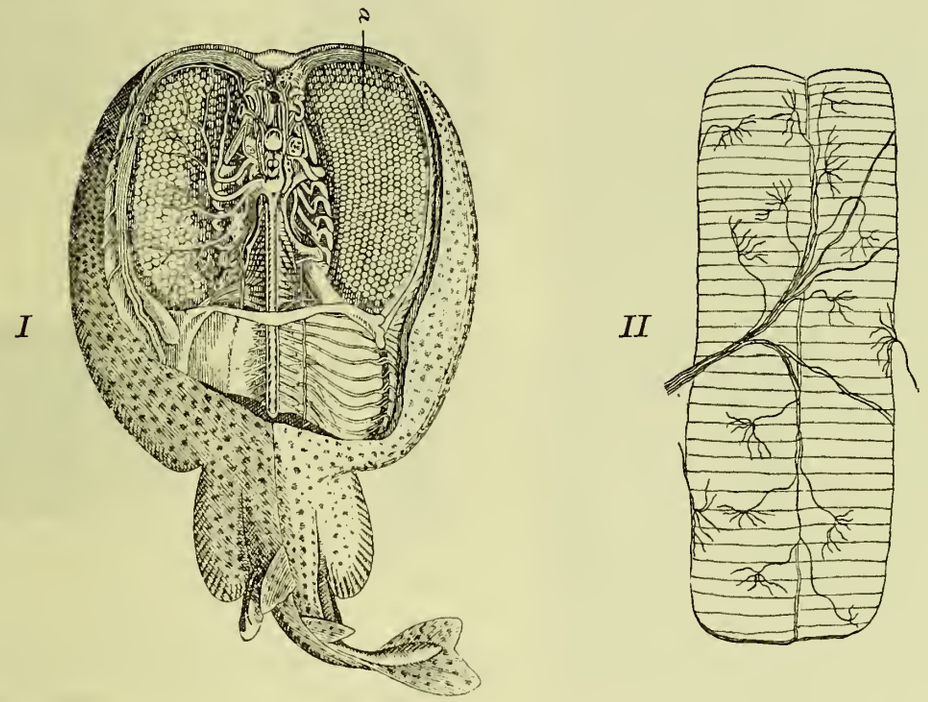


Fig. 128. *I* Torpedo marmoratus (Zitterrochen). Die Haut ist zum Teil weggeschnitten, damit das elektrische Organ *a* sichtbar wird, das aus lauter einzelnen polygonalen Säulchen besteht, die hier vom Querschnitt aus gesehen sind. Nach Ranvier. *II* Zwei elektrische Säulchen von der Längsseite mit den sich darauf verzweigenden elektrischen Nerven von Torpedo. Nach R. Wagner.

Intensität des ursprünglichen Stromes dadurch vermindert werden mufs. Wenn wir daher von einem lebendigen Gewebe einen Strom mit Metallelektroden ableiten, so entwickelt sich nach kurzer Zeit ein Polarisationsstrom, der das Bild des Gewebestromes vollständig verwischt. Um diesen Übelstand zu vermeiden, hat man sogenannte „unpolarisierbare Elektroden" konstruiert, welche aus nicht metallischen Leitern bestehen. Die bequemste Form dieser „unpolarisierbaren Elektroden" sind die von Fleischl angegebenen „Pinsel-Elektroden", die aus einer mit konzentrierter Zinksulfatlösung gefüllten Glasröhre bestehen, welche unten durch einen Pfropf von plastischem Ton geschlossen ist. In dem Tonpfropf steckt ein kurzer, weicher, mit Kochsalzlösung angefeuchteter Pinsel, in die Zinksulfatlösung ragt ein amalgamierter Zinkstab, an dem der Draht befestigt wird (Fig. 127). Zwei solcher Elektroden, von denen jede in einem beweglichen Stativ

befestigt ist, werden dann mit ihren Pinseln an das lebendige Gewebe angelegt, und die Erfahrung hat gezeigt, dafs man auf diese Weise den störenden Polarisationserscheinungen aus dem Wege geht.

Handelt es sich bei den elektrischen Erscheinungen der meisten tierischen und aller pflanzlichen Gewebe stets nur um so schwache Ströme, dafs zu ihrem Nachweis besonders empfindliche Apparate notwendig sind, so haben wir bei den interessanten Erscheinungen der elektrischen Fische Ströme von ganz beträchtlicher Stärke, wenn auch die bekannte Erzählung Alexander von Humboldts, dafs der

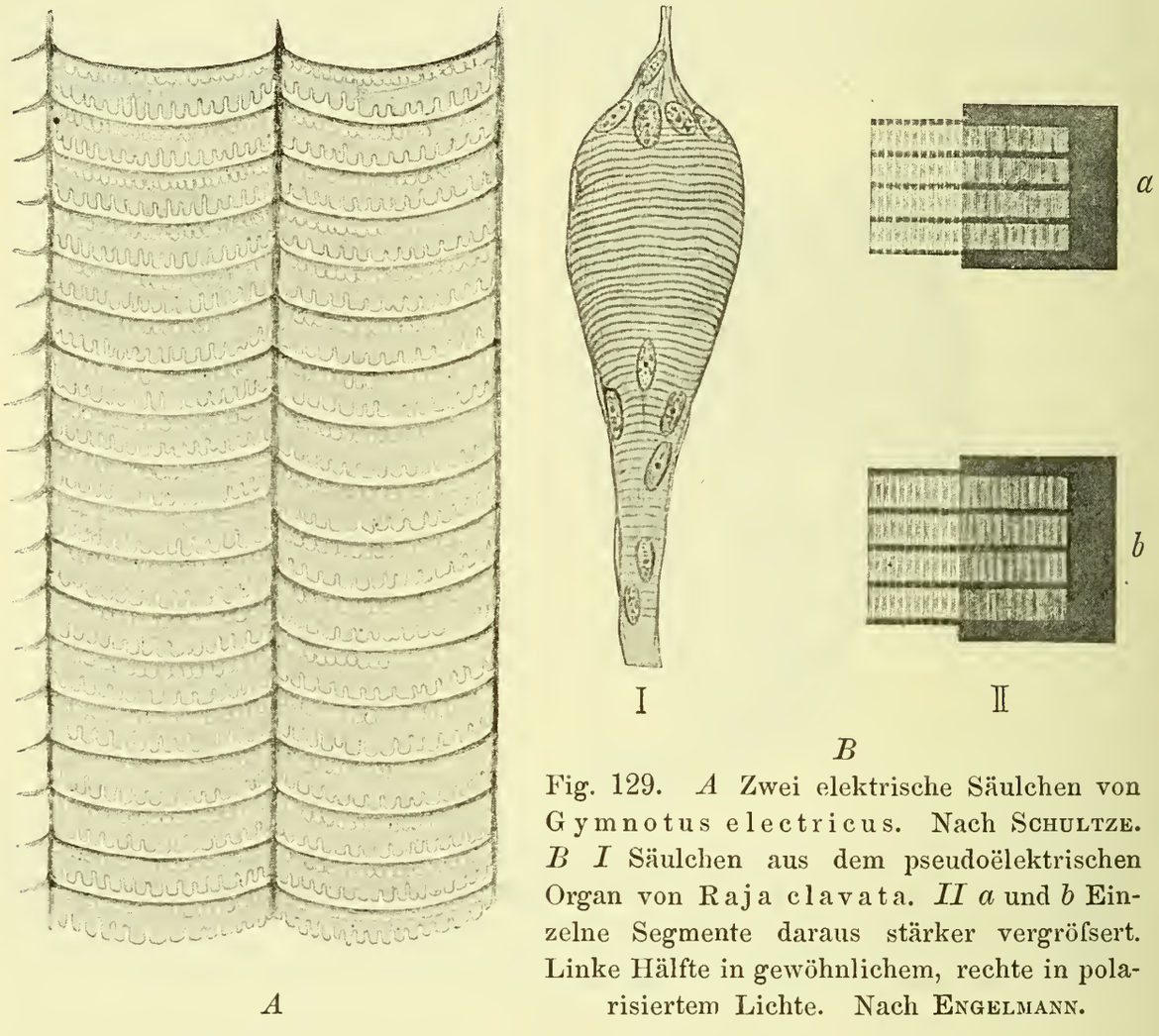


Fig. 129. *A* Zwei elektrische Säulchen von Gymnotus electricus. Nach Schultze. *B I* Säulchen aus dem pseudoëlektrischen Organ von Raja clavata. *II a* und *b* Einzelne Segmente daraus stärker vergröfsert. Linke Hälfte in gewöhnlichem, rechte in polarisiertem Lichte. Nach Engelmann.

südamerikanische Zitteraal Pferde durch seine Schläge zu betäuben vermag, auf einem Irrtum beruhen dürfte. Was die Ströme der elektrischen Fische den Strömen anderer Gewebe gegenüber am meisten charakterisiert, ist ihre kurze Dauer und grofse Intensität, so dafs sie als kurze, starke, elektrische Schläge erscheinen, die vom Tiere spontan oder auf Reizung mehrere Male hintereinander abgegeben werden können. Das wird verständlich, wenn man bedenkt, dafs die Elektrizitätsproduktion bei diesen Tieren als Verteidigungsmittel dient, das sich während der Stammesentwicklung zu dieser enormen Wirksamkeit herausgebildet hat. Dementsprechend sind bei den elektrischen Fischen besondere Organe allein zur Elektrizitätsproduktion entwickelt. Es ist aber im höchsten Mafse interessant, dafs diese elektrischen Organe entwicklungsgeschichtlich denselben Ursprung haben wie die quergestreiften Muskeln, mit denen sie auch in ihrer

vollständigen Ausbildung noch grofse Ähnlichkeit besitzen. Das elektrische Organ z. B. des Zitterrochens (Torpedo) ist aufgebaut aus vielen langen, im Querschnitt sechseckigen Säulchen, welche den Muskelfasern entsprechen. Jede dieser Säulen aber ist wieder zusammengesetzt aus gleichmäfsig übereinanderliegenden Querscheiben (Fig. 129 *A*), die genau der Querstreifung der Muskelfaser homolog sind, ohne jedoch doppelt brechende Elemente zu besitzen, und ohne Formveränderungen bei der Tätigkeit zu erfahren. Noch gröfser ist die Übereinstimmung des Baues der elektrischen Säulchen mit den quergestreiften Muskeln bei den halbelektrischen oder pseudoëlektrischen Fischen, z. B. Raja clavata (Fig. 129 *B I* u. *II*). Hier tritt ein sehr interessanter und augenfälliger Funktionswechsel ein, indem sich die elektrischen Organe aus wirklichen, kontraktilen, quergestreiften Muskelfasern entwickeln, die mit dem Verlust ihres Kontraktionsvermögens ihre elektrischen Eigenschaften stärker hervortreten lassen. Allein, auch in der Tätigkeit des fertig entwickelten Organs besteht eine Ähnlichkeit mit der des Muskels; denn wie der Muskel bei der einzelnen Zuckung nur einen kurzdauernden Strom gibt, ebenso entsteht beim elektrischen Organ nur ein momentaner Strom, allerdings von unvergleichlich gröfserer Stärke.

* * *

Unser Bild vom Energiewechsel der lebendigen Substanz ist genau so lückenhaft wie das des Stoffwechsels. Wie beim Stoffwechsel kennen wir auch beim Energiewechsel nur die Anfangs- und Endglieder der Reihe. Als chemische Energie und als Licht und Wärme tritt die Energie in den lebendigen Körper ein. Licht und Wärme werden dabei verbraucht, um ebenfalls chemische Energie zu schaffen, und zwar Licht, um in der Pflanze die Kohlensäure, welche als solche nur sehr geringen Energiewert besitzt, in Kohlenstoff- und Sauerstoffatome mit freien Affinitäten zu spalten, die Wärme, um die labilen Verbindungen der lebendigen Substanz durch Steigerung der intramolekularen Schwingungsintensität ihrer Atome zur Umlagerung zu bringen. Beide, Licht und Wärme, schaffen also verfügbare, chemische Energie. Die chemische Energie ist daher die Grundlage für die Entstehung aller anderen Energieformen im Organismus, aus ihr gehen alle vom Organismus produzierten Energieformen durch Umsatz hervor: mechanische Energie, Licht, Wärme, Elektrizität. In demselben Mafse, wie diese neuen Energieformen vom Organismus abgegeben werden, verschwindet die chemische Energie. Als Endprodukte des Lebens sehen wir daher in Kohlensäure, Wasser, Ammoniak etc. Stoffe, deren chemischer Energiewert äufserst gering ist, aus denen sich kaum noch kleine Energiemengen gewinnen lassen, und es bedarf erst wieder der Zufuhr neuer Energie, und zwar des Lichts sowie chemischer Energie von aufsen, um aus ihnen in der Pflanze durch Spaltung neue Energiemengen in Form von freien Affinitäten verfügbar zu machen. Das sind die Anfangs- und die Endglieder der Reihe. Welches aber im einzelnen die vielverschlungenen Wege des Energiewechsels im lebendigen Körper sind, welche Energieformen in jedem speziellen Fall zunächst aus der eingeführten Energie hervorgehen, welche Zwischenglieder, welche Rückverwandlungen die

in den Körper eingeführte chemische Energie durchläuft, bis sie in Form von mechanischer Bewegung, von Licht, von Wärme, von Elektrizität wieder den Körper verläſst, das sind Fragen, die noch zum gröſsten Teil in Dunkel gehüllt sind. Wir dürfen hier vornehmlich von dem Fortschritt unserer Kenntnisse über die spezielleren Stoffwechselprozesse mehr Licht erwarten, denn der Energieumsatz ist von den Stoffwechselvorgängen nicht zu trennen.

Wir haben der Übersichtlichkeit wegen die Erscheinungen des Stoffwechsels, des Formwechsels und des Energiewechsels gesondert betrachtet. In Wirklichkeit sind alle drei Gruppen von Erscheinungen nicht voneinander zu trennen, denn der Besitz von Form und Energie gehört zum Wesen des Stoffes, der Materie. Jeder Wechsel des Stoffes ist gleichzeitig ein Wechsel der Form und der Energie. Das liegt im Wesen unseres Stoffbegriffes. Daher ist auch in der lebendigen Substanz, die ebenso wie die leblose aus Materie besteht, der Stoffwechsel von einem Formwechsel und Energiewechsel begleitet. Was wir gesondert behandelt haben als Stoffwechsel, als Formwechsel, als Energiewechsel, ist ein und derselbe Vorgang, nur von verschiedenen Gesichtspunkten aus betrachtet, und so können wir kurz sagen: Die gesamten Lebenserscheinungen eines lebendigen Körpers sind der Ausdruck des kontinuierlichen Wechsels der Materie, aus welcher er besteht.

Viertes Kapitel.

Von den allgemeinen Lebensbedingungen.

I. Die jetzigen Lebensbedingungen auf der Erdoberfläche.
   A. Die allgemeinen äufseren Lebensbedingungen.
      1. Die Nahrung.
      2. Das Wasser.
      3. Der Sauerstoff.
      4. Die Temperatur.
      5. Der Druck.
   B. Die allgemeinen inneren Lebensbedingungen.

II. Die Herkunft des Lebens auf der Erde.
   A. Die Theorien über die Herkunft des Lebens auf der Erde.
      1. Die Lehre von der Urzeugung.
      2. Die Theorie von den Kosmozoën.
      3. Preyers Theorie von der Kontinuität des Lebens.
      4. Pflügers Vorstellung.
      5. Die Theorie von F. J. Allen.
   B. Kritisches.
      1. Ewigkeit oder Entstehung der lebendigen Substanz.
      2. Die Deszendenz der lebendigen Substanz.

III. Die Geschichte des Todes.
   A. Die Erscheinungen der Nekrobiose.
      1. Histolytische Prozesse.
      2. Metamorphotische Prozesse.
   B. Die Ursachen des Todes.
      1. Äufsere und innere Todesursachen.
      2. Die Frage nach der körperlichen Unsterblichkeit.

Die lebendige Substanz der Organismen bildet einen Teil der gesamten Stoffmenge, die unseren Erdkörper zusammensetzt. Ihre Unterschiede von den leblosen Substanzen sind, wie wir sahen, nicht prinzipieller Natur; denn dieselben Elemente, aus denen jene zusammengesetzt sind, bauen auch diese auf. Der Unterschied zwischen der organischen Substanz und den anorganischen Substanzen ist nicht gröfser als der Unterschied mancher anorganischen Substanzen unter-

einander und besteht allein in der Art und Weise, wie die Elementarstoffe zusammengefügt sind.

Es ist wichtig, dafs wir uns an den Gedanken gewöhnen, die lebendige Substanz nicht als einen aufser allem Zusammenhang stehenden, zu aller übrigen Materie im Gegensatz befindlichen, mystischen Stoff zu betrachten, sondern nur als einen Teil der Stoffe, welche die Erdrinde aufbauen. Dann ist es selbstverständlich, dafs das Leben durchaus bedingt ist durch die Beschaffenheit der Umgebung, dafs die Entwicklung der lebendigen Substanz untrennbar mit der Entwicklung des Erdkörpers verknüpft sein mufs. Demnach ist die Zusammensetzung und Form der jetzigen lebendigen Substanz, welche die Erdoberfläche bedeckt, genau unter demselben Gesichtspunkt zu betrachten, wie etwa die Zusammensetzung der jetzigen Meere, d. h. als etwas allmählich Gewordenes, das nur in dieser jetzigen Beschaffenheit so existiert, weil die Bedingungen augenblicklich derartig sind. Wie die Meere mit ihren Salzen noch nicht in ihrer jetzigen Beschaffenheit existieren konnten, ehe das Wasser auf der Erde in tropfbar-flüssigem Zustande vorhanden war, ebenso konnte auch die lebendige Substanz zu jener Zeit noch nicht in ihrer jetzigen Zusammensetzung bestehen, denn sie enthält ja durchschnittlich über 50 % Wasser. Wie aber das Wasser seine jetzige Form annehmen mufste, als bestimmte Bedingungen in der Erdentwicklung erfüllt waren, so mufste auch die lebendige Substanz allmählich ihre jetzige Beschaffenheit erhalten in dem Mafse, wie sich die jetzigen Verhältnisse der Erdoberfläche herausbildeten. Die Aussonderung der lebendigen Substanz aus den Stoffen der Erdrinde ist ebenso nur eine Folge der Erdentwicklung wie die Ausscheidung bestimmter Gesteine, bestimmter Salze oder des Wassers aus dem Stoffgemisch des Erdballes.

Zu derselben Vorstellung kommen wir von einem anderen Ausgangspunkt, wenn wir nämlich nicht die elementare Zusammensetzung, sondern die Lebenserscheinungen der lebendigen Substanz ins Auge fassen. Es ist ein leicht begreiflicher, durch den oberflächlichen Eindruck hervorgerufener Irrtum, wenn man einen Organismus für ein selbständiges, in sich geschlossenes, von seiner Umgebung unabhängiges System betrachtet. Die Tatsache des Stoffwechsels klärt uns aber sofort über diesen Irrtum anf; denn wenn der Organismus nur lebt, so lange er Stoffe von aufsen aufnimmt und nach aufsen abgibt, so steht er dadurch in der allerengsten Abhängigkeit von der Aufsenwelt: die Aufsenwelt bedingt sein Leben.

Auf diese Weise gelangen wir zu dem Begriff der „Lebensbedingungen“, d. h. der Bedingungen, die erfüllt sein müssen, damit das Leben eines Organismus überhaupt bestehen kann. Da es ferner auf der Hand liegt, dafs jede Veränderung der Lebensbedingungen einen Einflufs auf das Leben des Organismus ausüben mufs, so ist es für die Vollständigkeit eines Bildes von den Wechselbeziehungen zwischen Organismenwelt und Lebensbedingungen erforderlich, nicht nur die Lebensbedingungen, wie sie jetzt sind, zu untersuchen, sondern auch die Lebensbedingungen in früheren Zeiten der Erdentwicklung ins Auge zu fassen, soweit wir überhaupt uns eine Vorstellung davon machen können, um so einige Anhaltspunkte zu gewinnen für die Frage nach der Herkunft, der Abstammung, der Entwicklung des Lebens auf der Erde.

I. Die jetzigen Lebensbedingungen auf der Erdoberfläche.

Nicht sämtliche Lebensbedingungen sind für alle jetzt lebenden Organismen in gleicher Weise notwendig. Ja, was für die Existenz des einen Organismus unbedingt erforderlich ist, kann das Leben eines anderen geradezu gefährden. Seetiere, in Süfswasser gebracht, gehen nach einiger Zeit zu Grunde, und Süfswassertiere, in Seewasser gesetzt, verfallen demselben Schicksal. Das gilt aber nicht nur für grofse Organismengruppen, das gilt auch für jede einzelne Organismenform. Jeder einzelne Organismus braucht für seine Existenz ganz bestimmte spezielle Bedingungen, ohne deren Erfüllung er nicht dauernd am Leben bleibt. Diese „speziellen Lebensbedingungen“ sind so mannigfaltig wie die unermefsliche Fülle der Organismenformen selbst. Sie beschreiben, hiefse die Naturgeschichte jedes einzelnen Organismus schildern, und ihre Erforschung gehört in das Gebiet der speziellen Physiologie. Allein, diesen speziellen Lebensbedingungen gegenüber gibt es Bedingungen, die für alle Organismen erfüllt sein müssen, damit sie leben können, und diese Bedingungen müssen daher als „allgemeine Lebensbedingungen“ gelten. Wir werden uns in der allgemeinen Physiologie nur mit den allgemeinen Lebensbedingungen aller Organismen zu beschäftigen haben und können auf einzelne spezielle Lebensbedingungen nur gelegentlich einen Blick werfen, wenn sie gerade besonderes Interesse erfordern und uns die eigenartige Anpassung der lebendigen Substanz an besonders eigentümliche Verhältnisse vor Augen führen.

Gewöhnlich ist man geneigt, bei dem Begriff „Lebensbedingungen“ nur an äufsere Faktoren, wie Nahrung, Wasser, Sauerstoff, Temperatur etc., zu denken. Indessen stehen diesen äufseren Lebensbedingungen auch innere Lebensbedingungen gegenüber, die in der Zusammensetzung des Organismus selbst liegen, und deren Wegfall ebenso den Tod des Organismus zur Folge hat wie der Fortfall der äufseren Lebensbedingungen.

A. Die allgemeinen äufseren Lebensbedingungen.

1. Die Nahrung.

Das Vorhandensein von Nahrung ist diejenige Lebensbedingung, die ohne weiteres aus der Tatsache des Stoffwechsels sich ergibt. Wenn die lebendige Substanz sich fortwährend von selbst zersetzt, dann mufs, damit sie dauernd am Leben bleiben kann, von aufsen her ein Strom von Stoffen in sie eintreten, die alle diejenigen chemischen Elemente enthalten, welche zum Aufbau der lebendigen Substanz notwendig sind. Die Summe dieser chemischen Stoffe, die in den Organismus eintreten, bildet die Nahrung. Danach gehören also Wasser und Sauerstoff ebenfalls zu dem allgemeinen Begriff der Nahrung; indessen pflegt man diese beiden Stoffe in der Regel davon zu trennen. Wir wollen sie daher, diesem Sprachgebrauch folgend, auch besonders

für sich betrachten und zuerst nur auf die Nahrung im spezielleren Sinne eingehen.

Die zwölf allgemeinen organischen Elemente, aus denen alle lebendige Substanz zusammengesetzt ist (pag. 106), müssen in irgend welcher Form als Nahrung in den Körper des Organismus gelangen. Darin liegt die allgemeine Bedeutung der Nahrung. Im speziellen aber sind die chemischen Verbindungen, in denen diese Elemente in den Körper eingeführt werden, für die verschiedenen Organismenformen ebenso mannigfaltig wie die Organismenformen selbst. Es gibt nicht eine allgemeine Nahrung für alle Organismen, und wir haben schon bei früherer Gelegenheit gesehen[1]), dafs sich die Organismen nach der Art der Nahrungsstoffe und der Weise, wie sich aus denselben ihre lebendige Substanz aufbaut, in mehrere grofse Gruppen, in Pflanzen, Pilze, Tiere, unterscheiden lassen. Während die grünen Pflanzen ihre lebendige Substanz allein aus anorganischem Material, aus Kohlensäure und verschiedenen Salzlösungen aufzubauen vermögen, bedürfen die Tiere unbedingt organischer Nahrung und können ohne komplizierte organische Verbindungen, wie Eiweifs, Kohlehydrate, Fette etc., nicht leben. Die Pilze aber stehen gewissermafsen zwischen diesen beiden Gruppen, indem sie ihren Stickstoffbedarf zwar aus anorganischen Salzen bestreiten können, dagegen zur Deckung ihres Kohlenstoffbedarfs organische Verbindungen brauchen. Eine Ausnahme davon machen nur die interessanten Stickstoffbakterien, die ihren Stickstoff und Kohlenstoff aus kohlensaurem Ammon beziehen, also wie die grünen Pflanzen ausschliefslich von anorganischen Nahrungsstoffen leben. Aber wie auch die Nahrung im einzelnen Fall beschaffen sein mag, ohne irgend welche Nahrung kann kein lebendiger Körper auf die Dauer leben.

Über die quantitativen Bedingungen der Nahrung, über das Maximum und Minimum an Nahrung, das ein lebendiger Körper braucht, und das für jede Organismenform ein anderes ist, liegen bisher nur für wenige spezielle Verhältnisse und ausschliefslich an höheren Wirbeltieren Untersuchungen vor. Das sind Fragen, die im speziellen noch ihrer Lösung harren, und die, zellularphysiologisch behandelt, zu theoretisch und praktisch gleich wichtigen Ergebnissen führen dürften. Bisher hat man nur einzelne Werte für den Gesamtorganismus des Menschen ermittelt. Voit[2]) hat gezeigt, dafs ein erwachsener Mann bei angestrengter Arbeit dauernd mit einem täglichen Kostmafs von 118 g Eiweifs, 56 g Fett und 500 g Kohlehydraten existieren kann. Bei einer solchen Kost befindet sich der Mensch im „Stoffwechselgleichgewicht“, d. h. die durch den Harn, den Schweifs, die Exspiration, die Faeces etc. ausgeschiedenen Mengen der Elementarstoffe sind gleich denen, welche mit der Nahrung eingeführt werden. Indessen man mufs hier noch etwas mehr spezialisieren und mufs diese Werte für die einzelnen mit der Nahrung eingeführten Elementarstoffe, wie Stickstoff, Kohlenstoff etc., gesondert bestimmen. Besonders wichtig ist in dieser Beziehung für den tierischen Körper die Bestimmung des Stickstoffwechsels, denn der Stickstoff ist das charakteristische Element der Eiweifskörper, ohne die kein Tier auf

---

[1]) Vergl. pag. 149 u. ff.

[2]) C. Voit: „Physiologie des allgemeinen Stoffwechsels und der Ernährung.“ In Hermanns Handbuch der Physiologie Bd. 6, 1881.

die Dauer existieren kann. Bei dieser Bestimmung hat sich ergeben, daſs schon mit einer Eiweiſsmenge von nur 50 g, welcher eine Stickstoffmenge von etwa 7,5 g entspricht, „Stickstoffgleichgewicht“ erzielt werden kann, falls nur die Menge der stickstofffreien Nahrungsstoffe, der Kohlehydrate und Fette, entsprechend gesteigert wird, 7,5 g würde also etwa dem täglichen Stickstoffminimum entsprechen, bei dem ein Mensch noch eben existieren kann.

Das Nahrungsminimum, bei dem eben noch Stoffwechselgleichgewicht besteht, bei dem das Leben eben noch dauernd erhalten werden kann, ist von groſser Bedeutung. Wird die Nahrungszufuhr über das Minimum gesteigert, so ist das Stoffwechselgleichgewicht nur in sehr geringem Maſse gestört, indem nur sehr geringe Mengen von Elementarstoffen in den Ausscheidungen weniger erscheinen, als der mit der Nahrung aufgenommenen Menge entspricht. Diese sehr geringen Mengen bleiben im Körper zurück und dienen zur Vermehrung der lebendigen Substanz und zur Aufspeicherung von Reservestoffen, eine Erscheinung, die man in der Landwirtschaft als „Mästung“ bezeichnet. Indessen hängt das Zustandekommen der Mästung noch von vielen einzelnen Faktoren ab, die zum Teil noch nicht genauer bekannt geworden sind. Sinkt dagegen umgekehrt die Nahrungsmenge unter das Minimum, oder wird sie gleich Null, so tritt der Zustand des „Hungers“, der „Inanition“, ein, in welchem das Stoffwechselgleichgewicht mehr und mehr gestört wird. Dieser Zustand ist bereits etwas genauer untersucht worden.

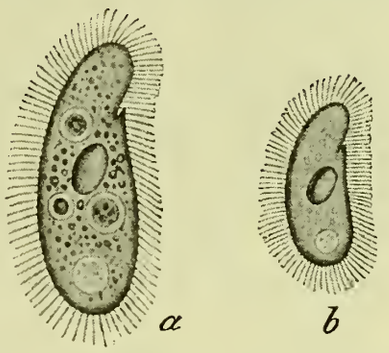


Fig. 130. Colpidium colpoda, eine Wimper-Infusorienzelle. *a* Im normalen Zustande, *b* im Zustande der Inanition. Der Zellkörper ist kleiner und durchsichtiger geworden, die Granula im Innern sind verschwunden. Vergröſserung in beiden Fällen 260. Nach Beobachtungen und Zeichnungen von Dr. Jensen.

Es lohnt sich, die Veränderungen, welche der lebendige Organismus im Zustande der Inanition erfährt, etwas genauer zu verfolgen. Jede lebendige Zelle, die sich unter normalen Bedingungen befindet, hat mehr oder weniger Stoffe in sich, auf deren Kosten der Lebensprozeſs noch eine Zeitlang weitergeht, wenn ihr die Nahrungszufuhr abgeschnitten ist. Das sind ihre Reservestoffe. Es ist daher eine allgemeine Erscheinung, daſs zunächst die Reservestoffe während der Inanition verschwinden. Pflanzenzellen, die mit Stärkekörnern angefüllt sind, verbrauchen diese, wenn sie ins Dunkle gebracht werden, d. h. wenn sie hungern müssen, denn im Dunkeln findet keine Assimilation von Stärke aus Kohlensäure und Wasser, also keine Ernährung mehr statt. Infusorien, deren Zellkörper in ihrer Infusion, wo sie in Nahrungsüberfluſs schwelgen, allerlei Körnchen und Granula enthält und infolgedessen undurchsichtig körnig erscheint, werden, wenn sie in Wasser mit möglichst wenig Nahrungsstoffen gesetzt werden, heller, durchsichtiger und körnchenfrei. Dabei wird der Zellkörper kleiner und kleiner (Fig. 130). Die Zelle stirbt also nicht gleich im Moment der Nahrungsentziehung, sondern lebt noch eine Zeitlang weiter auf Kosten der Stoffe ihres eigenen Zellkörpers. Sind diese verbraucht, so geht sie allmählich zu Grunde — ebenso wie eine Uhr, die nicht mehr aufgezogen wird, allmählich abläuft und

dann stehen bleibt. Die Inanitionserscheinungen der einzelnen Zelle sind erst kürzlich zum ersten Male methodisch studiert worden von Wallengren[1]) im Göttinger physiologischen Laboratorium an Paramaecium und gleichzeitig am selben Material im Münchener zoologischen Institut von Kasanzeff[2]). Dabei zeigte sich, dafs im Hunger zunächst alle sogenannten „Granula" des Protoplasmas verbraucht werden, so dafs das Entoplasma ein helles und homogenes Aussehen annimmt. Dann beginnt das Entoplasma selbst einzuschmelzen. Später erst wird das Ektoplasma mit seinen Differenzierungen, wie Wimpern etc., in Angriff genommen und endlich, wenn die Masse des Protoplasmas bereits stark reduziert und durch Vakuolen zerklüftet ist, zerfällt auch der nukleïnreiche Makronukleus bis auf sein Kernkörperchen. Bis zuletzt dagegen bleibt nahezu unverändert der Mikronukleus. Zum Schlufs fällt der Rest der Zelle dem körnigen Zerfall anheim. Diese Reihenfolge, in der die einzelnen Teile der Zelle in Angriff genommen werden, ist interessant. Sie richtet sich ganz nach der Bedeutung, welche dieselben für die Erhaltung des Lebens haben. Zuerst wird das Reservematerial verbraucht, dann die eigene Zellsubstanz, und zwar erst die entbehrlichen, später die lebenswichtigeren Teile. Zum Schlufs bleibt nur noch ein wenig Protoplasma und ein Rest Kernsubstanz übrig. Solange dieser Rest der Zelle noch nicht dem Zerfall unterliegt, ist er auch noch fähig, bei Nahrungszufuhr die ganze Zelle wieder zu regenerieren. Man sieht, wie sich die Zelle beim Hunger noch lange gegen den Untergang wehrt und sich bis zum letzten Augenblick noch die Möglichkeit einer Rettung sichert, gewifs eine ganz aufserordentlich nützliche Anpassungserscheinung der lebendigen Substanz.

Da es eine charakteristische Eigentümlichkeit der lebendigen Substanz ist, dafs sie sich fortwährend von selbst zersetzt, so ist es klar, dafs bei hungernden Tieren das Stoffwechselgleichgewicht gestört sein mufs. Mit den Zerfallsprodukten der lebendigen Substanz werden fortwährend Stickstoff, Kohlenstoff, Wasserstoff, Sauerstoff etc. ausgeschieden, während keine neue Zufuhr stattfindet. Die Folge davon ist, dafs wie bei der einzelnen Zelle, so auch beim vielzelligen Organismus sich die lebendige Substanz allmählich mehr und mehr selbst aufzehrt und an Gewicht abnimmt. Auch das vielzellige Tier lebt also noch eine Zeitlang von den eigenen Geweben. Daher ist es begreiflich, dafs die Pflanzenfresser in dem Verhalten ihrer Ausscheidungen den Fleischfressern ähnlich werden. Der Harn der Pflanzenfresser, der bei normaler Ernährung alkalisch und trübe ist, wird in der Inanition sauer und klar wie der Harn der Fleischfresser, denn die Pflanzenfresser leben ja in der Inanition von ihrem eigenen, also von tierischem Gewebe, sie werden gewissermafsen zu Fleischfressern. So zehrt sich die lebendige Substanz allmählich mehr und mehr auf, bis das Körpergewicht einen so grofsen Verlust erfahren hat, dafs das Tier zu Grunde geht. Chossat[3]) hat diese Grenze der Gewichtsabnahme durch viele Versuche festgestellt und hat gefunden,

---

[1]) Wallengren: „Inanitionserscheinungen der Zelle" 7. Okt. 1901. In Verworns Zeitschr. f. allgem. Physiologie, Bd. 1, 1902, p. 67.

[2]) Kasanzeff: „Experimentelle Untersuchungen über Paramaecium caudatum," Inaug.-Diss. Zürich 1901.

[3]) Chossat in: „Mémoirs présentés par divers savants à l'académie royale des sciences de l'institut de France." VIII, 1843.

dafs bei den verschiedensten Tieren der Tod eintritt, wenn der Gewichtsverlust etwa den 0,4. Teil des ganzen Körpergewichts erreicht hat. Allein, dieser Wert wird von verschiedenen Tieren erst nach sehr verschieden langer Zeit erreicht. Frösche leben länger als ein Jahr, und der Proteus anguineus, jenes eigentümliche Amphibium der Adelsberger Grotten, angeblich mehrere Jahre ohne Nahrung. Der Mensch stirbt in verhältnismäfsig kurzer Zeit. Früher hatte man nur selten Gelegenheit, Menschen, die lange Zeit hungerten, zu untersuchen, und die früheren Angaben sind auch mit Vorsicht aufzunehmen. So soll im Jahre 1831 in Toulouse ein Sträfling, der nur Wasser zu sich genommen hätte, erst nach 63 Tagen gestorben sein. In neuerer Zeit, seitdem das wahrhaft „brotlose" Gewerbe der „Hungerkünstler" aufgekommen ist, haben die Physiologen öfter Gelegenheit gehabt, exakte Untersuchungen an hungernden Menschen zu machen, und Luciani[1]) hat uns eine ausgezeichnete Monographie über das Hungern geliefert, die basiert auf Untersuchungen an dem bekannten Hungerkünstler Succi, welcher sich einem 30tägigen Fasten unter seiner Aufsicht unterzog. Durch den Fall Succi ist zweifellos bewiesen, dafs ein normaler Mensch unter günstigen Bedingungen sicher wenigstens 30 Tage lang ohne Nahrung existieren kann.

An dem Gewichtsverluste des Körpers sind die verschiedenen Gewebe in sehr verschiedenem Mafse beteiligt. Während die Zellen mancher Gewebe sehr schnell und in hohem Grade beeinträchtigt werden, erfahren diejenigen anderer Gewebe nur geringfügige Veränderungen. Man überzeugt sich davon durch folgenden Versuch Chossats. Zwei Tauben desselben Geleges von gleicher Gröfse, gleichem Geschlecht und gleichem Gewicht werden als Versuchsobjekte benutzt. Die eine wird sofort getödtet, und ihre einzelnen Gewebe werden gewogen. Die andere läfst man hungern, bis sie stirbt, um dann an ihren Geweben die gleichen Wägungen vorzunehmen. Auf diese Weise ermittelt man, welche Veränderungen des Gewichts die einzelnen Gewebe während der Inanition erfahren haben. Dabei findet man, dafs das Fettgewebe etwa 93 % seines Gewichts verloren hat, das Gewebe der Milz, des Pankreas, der Leber 71—62 %, das der Muskeln 45—34 %, der Haut, der Nieren, der Lungen 33 bis 22 %, der Knochen 17 % und das des Nervensystems nur etwa 2 %. Das Fettgewebe wird also am meisten, das Nervensystem am wenigsten betroffen. Wir haben uns freilich diese Verschiedenheiten in der Gewichtsabnahme der einzelnen Gewebe- oder Zellenarten jedenfalls nicht so zu denken, dafs sie blofs auf einer verschieden schnellen Abnahme jeder Zellengattung durch die Entziehung der Zufuhr von Nährstoffen beruht. Luciani ist vielmehr mit Recht der Ansicht, dafs daneben noch ein anderer Faktor eine Rolle spielt, dafs nämlich unter den verschiedenartigen Gewebezellen ein Kampf um die Nahrung in der Weise besteht, dafs die einen die im Körper vorhandenen Reservestoffe gieriger an sich reifsen als die anderen und schliefslich nach Verbrauch der Reservestoffe sich auch noch das Stoffmaterial der anderen selbst aneignen, um ihren Stoffwechsel zu unterhalten.

---

[1]) Luciani: „Das Hungern. Studien und Experimente am Menschen." Deutsch von M. Fränkel. Hamburg u. Leipzig 1890.

Daraufhin deutet wenigstens eine interessante Beobachtung Mieschers [1]). Wenn die Rheinlachse aus dem Meer stromaufwärts in den Rhein wandern, sind sie kräftige, muskulöse Tiere von gutem Ernährungszustande. Während ihres 6—9monatlichen Aufenthalts im Rhein hungern die Lachse. Dabei zeigt sich, dafs ihre Muskeln, besonders die des Rückens, enorm an Volumen abnehmen, während die Geschlechtsorgane sich ganz aufserordentlich entwickeln. Hier findet also ein Kampf ums Dasein unter den Gewebeelementen der Geschlechtsorgane und der Muskeln statt, in dem die ersteren sich überlegen erweisen und sich die Substanz der letzteren für ihren eigenen Bedarf aneignen. In ähnlicher Weise wird jedenfalls auch zwischen anderen Gewebeelementen und bei anderen Tieren im Inanitionszustande ein Kampf um die Existenz stattfinden, und die gleiche Tatsache finden wir bereits an der einzelnen Zelle, wie uns die oben angeführten Untersuchungen von Wallengren (l. c.) an Infusorienzellen gezeigt haben. Die letzte Folge alles Hungerns ist aber immer der Tod. Die Uhr läuft schliefslich ab, wenn sie nicht mehr aufgezogen wird.

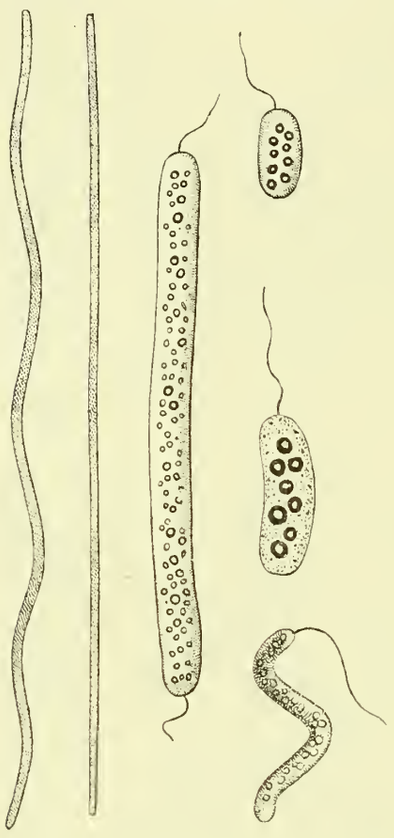


Fig. 131. Verschiedene Formen von Schwefelbakterien. Die Körnchen im Innern sind Schwefelkörnchen. Nach Schenk und Warming.

Wenn wir den Tod als das Endergebnis alles Hungerns hinstellen, so bedarf diese Behauptung allerdings noch einer gewissen Berichtigung. Sie gilt für die Organismen nur, solange sie sich im Zustande des aktuellen Lebens befinden. Die Organismen im Zustande des latenten Lebens, wie die eingetrockneten Rädertierchen, Bärentierchen, Bakteriensporen, Samenkörner etc., bedürfen keiner Nahrung, denn, wie wir sahen [2]), ist bei ihnen auch mit den feinsten Hilfsmitteln kein Stoffwechsel nachzuweisen. Sie sterben also auch nicht, wenn die Nahrung in ihrer Umgebung fehlt. Hier ist die Uhr nur angehalten, aber nicht abgelaufen.

* * *

Um schliefslich noch eine Vorstellung zu gewinnen von den weitgehenden Anpassungen einzelner Organismen an spezielle Lebensbedingungen ganz ungewöhnlicher Art, soweit sie die Nahrung betreffen, brauchen wir nur einen Blick auf die eigentümlichen Lebensverhältnisse gewisser Bakterienformen zu werfen, die in neuerer Zeit besonders durch die ausgezeichneten Arbeiten Winogradskys bekannt geworden sind.

---

[1]) P. Mierscher-Rüsch: In Amtl. Ber. über die internat. Fischereiausstellung in Berlin 1880. Wissensch. Abt.

[2]) pag. 141.

Die „Schwefelbakterien“ (Beggiatoa) bilden eine Mikrobenfamilie, die in faulenden Tümpeln und Pfützen des Süfswassers sowohl wie des Meerwassers lebt. Diese merkwürdigen Wesen, die als kurze Stäbchen oder lange Fäden (Fig. 131) im Wasser umherwimmeln, können nur existieren, wenn ihnen nicht unbedeutende Mengen von Schwefelwasserstoff zur Verfügung stehen. Den Schwefelwasserstoff brauchen sie zu ihrem Stoffwechsel, indem sie aus ihm durch Oxydation freien Schwefel bilden, den sie in Gestalt von feinen, stark lichtbrechenden Körnchen in ihrem winzigen Zellleibe aufspeichern (Fig. 131), um ihn weiterhin durch fortgesetzte Oxydation in Schwefelsäure überzuführen und in dieser Form nach aufsen wieder abzuscheiden. Bringt man die Schwefelbakterien in Brunnenwasser, das keinen Schwefelwasserstoff enthält, so gehen sie, nachdem sie den in ihrem Körper vorhandenen Vorrat an Schwefel oxydiert und ausgeschieden haben, zu Grunde. Der Schwefelwasserstoff, ein Gas, das auf die meisten Organismen geradezu giftig wirkt, gehört also zu ihren notwendigen Lebensbedingungen. Ohne Schwefelwasserstoff können sie nicht dauernd existieren.

Eine ähnliche, ganz spezielle Anpassung an eigentümliche Lebensbedingungen hat Winogradsky bei den „Eisenbakterien“ nachgewiesen [1]). Allgemein bekannt sind die in sumpfigen Gegenden weitverbreiteten „Raseneisensteinmoore“ mit dem fettigen, bunt schillernden Häutchen an der Oberfläche ihrer flachen Wasserschicht und dem dicken, rötlichgelben Schlamm darunter. Das sind die Wohnsitze der Eisenbakterien, und die Produktion von Raseneisenstein ist zum Teil ihr Lebenswerk. Die Eisenbakterien brauchen nämlich kohlensaures Eisenoxydul, das im Wasser gelöst ist, zu ihrem Stoffwechsel. Dieses Eisenkarbonat nehmen sie in sich auf und oxydieren es zu kohlensaurem Eisenoxyd, das sie nach aufsen wieder abgeben. Das ausgeschiedene kohlensaure Eisenoxyd geht dann mit der Zeit in bloſses Eisenoxyd über, das unlöslich ist und einen gelbbraunen Niederschlag auf den von den Bakterien ausgeschiedenen Gallerthüllen bildet, in denen ihre Leiber stecken. Kultiviert man die Eisenbakterien ohne kohlensaures Eisenoxydul, so werden ihre Lebenserscheinungen immer geringer, und schliefslich scheint ein völliger Stillstand des Lebens einzutreten. Die Anwesenheit von kohlensaurem Eisenoxydul gehört also zu den Lebensbedingungen dieser merkwürdigen Mikroben.

Diese Beispiele mögen genügen, um zu zeigen, wie eigenartig die speziellen Lebensbedingungen hinsichtlich der Nahrung sich bei den verschiedenen Organismen gestalten können. Weiter auf diese speziellen Verhältnisse einzugehen, ist hier nicht der Ort, das gehört in das Gebiet der speziellen Physiologie.

2. Das Wasser.

Die lebendige Substanz ist flüssig. Es ist notwendig, dafs wir uns an diese physikalische Fundamentaleigenschaft der lebendigen Substanz erinnern. Der flüssige, breiartige Zustand der lebendigen Substanz ist bedingt durch die Wassermenge, die sie enthält, und von der man sich leicht durch Abdampfen von lebendiger

[1]) Winogradsky: „Über Eisenbakterien.“ In Bot. Zeitschr. Bd. 46, Nr. 17.

Substanz überzeugen kann. Nur flüssige Massen, nicht feste, nur Substanzen, die Wasser enthalten, können lebendig sein, denn nur mit dem flüssigen Zustande ist der Stoffwechsel vereinbar. Daher sind im Organismus alle Substanzen, die fest und starr sind, wie die Bindesubstanzen der Zähne, der Knochen etc., nicht lebendig. Desgleichen sinkt die Lebenstätigkeit bei Wasserentziehung. An eingetrockneten Räder- oder Bärentierchen sowie an trockenen Samen sind keine Lebenserscheinungen mehr wahrzunehmen. Erst wenn die Samen durch Zufuhr von Wasser zum Aufquellen gebracht werden, erst wenn die Substanz ihrer Zellen wieder flüssig wird, beginnt das Leben sich zu äufsern. Das Wasser gehört also zu den allgemeinen Lebensbedingungen. Wo kein Wasser ist, da ist kein Leben.

Fig. 132. Mesembryanthemum crystallinum, eine Wüstenpflanze aus Südafrika. Der ganze Stengel und die Unterseite der Blätter sind mit kristallhellen Wasserzellen besetzt.

Diese Schlufsfolgerung ist sehr einfach und klar. Allein, es gibt Fälle, wo auch an Orten der gröfsten Trockenheit dauernd organisches Leben existiert. Jene öden, sonnendurchglühten Wüsten Asiens und Afrikas, die dem Reisenden als das gewaltigste und ergreifendste Bild ewiger Leblosigkeit erscheinen, deren trostlose Sandflächen kaum einmal im Jahre von spärlichen Regengüssen benetzt werden, beherbergen trotz ihrer Trockenheit mannigfaltige Tier- und Pflanzenformen. Diese scheinbare Ausnahme beruht darauf, dafs alle Wüstenorganismen in ganz eigentümlicher Weise an das Leben in langer Trockenheit angepafst sind, indem sie mit dem wenigen Wasser, das ihnen in langen Zeiträumen zu Gebote steht, äufserst sparsam und haushälterisch wirtschaften. Man ist erstaunt, in der trockensten Wüste grüne Pflanzen zu treffen, die eine Fülle von Säften enthalten. Pflanzen (Mesembryanthemum crystallinum), über und über mit Zellen besät, die solche Mengen von klarem Wasser beherbergen, dafs sie wie kleine kristallene Tröpfchen erscheinen (Fig. 132). Diese Wüstenpflanzen halten das Wasser ungemein fest, indem sie entweder lösliche Stoffe von sehr grofsem Wasseranziehungsvermögen in ihrem Zellsaft aufspeichern, oder indem sie mit einer feinen Wachsschicht an ihrer ganzen Oberfläche überzogen sind, so dafs bei geschlossenen Spaltöffnungen kaum eine Spur von Wasser durch Verdunstung aus dem

Pflanzenkörper herausgelangen kann. Daneben besitzen sie meist sehr weit und flach unter dem Boden hinziehende, reichverzweigte Wurzeln, die jede Spur von Wasser gierig aufsaugen, das gelegentlich einmal die Erde benetzt. Auch die Tiere, die durch ihre geringe Lokomotionsfähigkeit an ihre trockene Heimat gefesselt sind, wie die Schnecken, schützen sich, indem sie ihre Wasserabgabe bis auf ein Minimum einschränken. Die Schnecken verschliefsen ihre Gehäuseöffnung mit einem doppelten, dichten Deckel, so dafs kaum eine Spur von Wasser durch Verdunstung den Körper verlassen kann. Die Trockenheit der Umgebung erstreckt sich also in allen diesen Fällen nicht auf die lebendige Substanz der Wüstenorganismen. Diese ist vielmehr wie alle lebendige Substanz flüssig, und in der Tat haben alle Wüstenorganismen ein aktuelles Leben, nicht ein latentes, wenn dasselbe auch bis auf ein Minimum herabgesetzt ist. Gerade hier zeigt sich, wie die Intensität des Lebens mit dem Steigen und Sinken des Wassergehalts zu- und abnimmt. Kommt einmal ein leichter Regenguſs, so fängt sofort ein frisches Leben an sich zu regen, die Pflanzen wachsen und blühen, und die trägen Tiere erwachen aus ihrem Sommerschlaf.

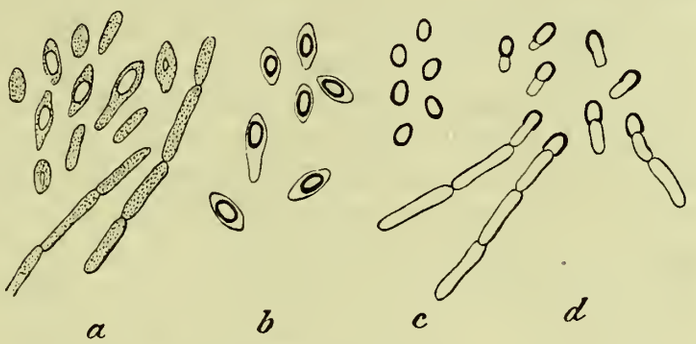


Fig. 133. Bacillus butyricus bei der Sporenbildung. *a* Beginnende Sporenbildung, *b* reife, aber noch in den Bazillenstäbchen befindliche Sporen, *c* Sporen nach Auflösung der Mutterzellmembran, *d* Sporen, die wieder zu keimen beginnen und Bazillen aus sich hervorgehen lassen. Nach Migula.

In etwas anderer Weise wie die Wüstenpflanzen und Wüstentiere sind andere Organismen, die zeitweilig Wassermangel durchmachen müssen, an das Leben in der Trockenheit angepasst, indem sie in der Trockenheit sogenannte „Dauerformen“ bilden, die gegen die Trockenheit geschützt sind. Solche Dauerformen kommen namentlich bei den einzelligen Organismen sehr weit verbreitet vor, wie die „Sporen“ der Bakterien (Fig. 133) oder die „Cysten“ der Rhizopoden und Infusorien (Fig. 88 pag. 221), die in einer dichten, völlig undurchlässigen Haut die lebendige Zellsubstanz einschliefsen. Auch die Samen der Pflanzen gehören zu diesen Dauerzuständen der Organismen. Indessen, bei allen diesen Dauerzuständen handelt es sich schon um latentes Leben, bei dem sich keine Spur von Lebenserscheinungen auch mit den feinsten Hilfsmitteln mehr nachweisen läfst. Wie es scheint, steht in allen diesen Fällen das Leben in der Tat still wie eine aufgezogene Uhr, die plötzlich angehalten worden ist.

Aus diesen Tatsachen geht zur Genüge die Bedeutung des Wassers für die Unterhaltung des Lebens hervor. Ohne Wasser existiert kein Leben. Mit Zu- und Abnahme des Wassergehalts der lebendigen Substanz innerhalb gewisser Grenzen steigt, sinkt und erlischt auch die Intensität des Lebens.

3. Der Sauerstoff.

Priestley, der Entdecker des Sauerstoffs, selbst war es, der die fundamentale Bedeutung dieses Gases für das Leben auf der Erde

erkannte, indem er Mayows genialem Vergleich der Atmung mit einem Verbrennungsprozess durch seine epochemachende Entdeckung des Sauerstoffs und seiner Eigenschaften einen realen Hintergrund gab. In der Tat wird bei der Atmung freier Sauerstoff von der lebendigen Substanz aufgenommen und dafür Kohlensäure wieder ausgeschieden. Es mufs also ein Verbrennungsprozefs, eine Oxydation des Kohlenstoffs in der lebendigen Substanz stattgefunden haben. Wenn daher, wie wir gesehen haben[1]), alle Organismen ohne Ausnahme atmen, solange sie leben, d. h. wenn die Oxydationsprozesse in der Kette der Stoffwechselvorgänge ein integrierendes Glied bilden, dann ergibt sich mit Notwendigkeit, dafs die Anwesenheit von Sauerstoff zu den allgemeinen Lebensbedingungen der lebendigen Substanz gehört.

Bekanntlich ist die Zusammensetzung der Atmosphäre in ihren wesentlichen Bestandteilen folgende: Stickstoff inkl. Argon 79,02, Sauerstoff 20,95 und Kohlensäure 0,03 Volumenteile. Diese Zusammensetzung ist stets und überall auf der Erdoberfläche die gleiche. Wenn wir daher die Landorganismen ins Auge fassen, an denen die meisten Untersuchungen über die Abhängigkeit vom Sauerstoff gemacht worden sind, so können wir sagen, dafs sie dauernd in einer Atmosphäre leben, in der rund 21 % Sauerstoff vorhanden sind. Die ausgezeichneten Untersuchungen von W. Müller und Paul Bert haben aber gezeigt, dafs die Organismen durchaus nicht an diesen Prozentgehalt und an den Druck von einer Atmosphäre gebunden, sondern innerhalb gewisser Grenzen vom Partiardruck des Sauerstoffs unabhängig sind. W. Müller[2]) hat nämlich gefunden, dafs Säugetiere einerseits selbst mit 14 % Sauerstoff noch dauernd existieren können und erst bei 7 % Störungen erfahren, bis bei 3 % der Erstickungstod eintritt, dafs sie anderseits aber auch in reinem Sauerstoff bei dem Druck von einer Atmosphäre ausgezeichnet weiterleben. In entsprechender Weise geht auch aus einer Versuchsreihe, welche Paul Bert[3]) veröffentlichte, eine weitgehende Unabhängigkeit der Tiere vom Patiardruck des Sauerstoffs hervor. In atmosphärischer Luft können Tiere noch bei einem Minimaldruck von ungefähr 250 mm Quecksilber und bei einem Maximaldruck von 15 Atmosphären existieren, während in reinem Sauerstoff das Druckminimum noch bedeutend niedriger liegt, dafür aber auch bereits ein Druck von zwei Atmosphären für Pflanzen und von drei Atmosphären für Tiere tötlich wirkt. Überhaupt geht aus den Versuchen von Paul Bert hervor, dafs die Wirkungen eines zu geringen Prozentgehalts durch Erhöhung des Druckes und die Wirkungen eines zu hohen Druckes durch eine Herabsetzung des Prozentgehalts des Sauerstoffs innerhalb gewisser Grenzen kompensiert werden können. Die merkwürdige Tatsache, dafs die Organismen in reinem Sauerstoff bei zu hohem Druck zu Grunde gehen, und zwar, wie Paul Bert gezeigt hat, unter den Erscheinungen der Erstickung, hat uns Pflüger[4]) verständlich gemacht, indem er auf die Analogie der

[1]) pag. 153.

[2]) W. Müller: In Sitzungsber. d. Wiener Akad. d. Wiss. Mathem.-naturwiss. Klasse XXXIII. 1858.

[3]) Paul Bert: „Recherches expérimentales sur l'influence que les changements dans la pression barométrique exercent sur les phénomènes de la vie.“ In Comptes rendus 1873. Bd. 76 und 77.

[4]) Pflüger: „Über die physiologische Verbrennung in den lebendigen Organismen.“ In Pflügers Arch. Bd. 10, 1875.

lebendigen Substanz mit dem aktiven Phosphor hinwies, der bekanntlich in atmosphärischer Luft sich lebhaft oxydiert, leuchtet und Dämpfe von phosphoriger Säure entwickelt, während er in reinem Sauerstoff sich überhaupt nicht oxydiert. So hört auch die lebendige Substanz in reinem Sauerstoff bei hohem Druck auf, sich zu oxydieren, und daher tritt die paradoxe Erscheinung des Todes durch Erstickung in reinem Sauerstoff ein.

Die Minima und Maxima des Prozentgehalts resp. Partiardruckes des Sauerstoffs sind für verschiedene Organismen sehr verschieden und bisher nur in wenigen Fällen ermittelt. Allein, diese Einzelheiten interessieren uns hier weniger. Dagegen ist es interessant, einen Blick auf die Folgen vollständiger Sauerstoffentziehung zu werfen.

Die letzten Folgen vollständiger Sauerstoffentziehung liegen auf der Hand. Wenn der Sauerstoff eine allgemeine Lebensbedingung ist, so mufs alle lebendige Substanz nach vollständiger Sauerstoffentziehung zu Grunde gehen. Das haben auch die Experimente, die zum Teil an der einzelnen Zelle, zum Teil an Geweben, zum Teil an vielzelligen Organismen angestellt wurden, gezeigt. Aber die verschiedenen Zellformen gehen in verschieden langer Zeit zu Grunde, manche sehr schnell, manche ganz allmählich, ebenso wie die verschiedenen Organismen auch bei Nahrungsentziehung in sehr verschieden langer Zeit zu Grunde gehen. Die Zellen des Nervensystems der homoiothermen Tiere sind am empfindlichsten für Sauerstoffentziehung. Daher gehen die höheren Wirbeltiere, bei denen Atembewegungen, Herztätigkeit, Blutdruck etc. von den Zellen der Nervencentraabhängig sind, bei Sauerstoffmangel in sehr kurzer Zeit zu Grunde. Viel weniger schnell werden, wenigstens bei niedriger Aufsentemperatur, die Nervenzellen der poikilothermen Tiere durch Sauerstoffmangel getötet. Es liegt das daran, dafs hier der Stoffwechsel wegen der niedrigeren Temperatur ein viel weniger intensiver ist als bei den hochtemperierten Warmblütern. Wenn man bei einem Frosch das Blut durch ein sauerstofffreie Kochsalzlösung von 0,8 % vollständig verdrängt, so dafs den Zellen der Gewebe keine Spur von Sauerstoff mehr zugeführt wird, und statt des Blutes eine indifferente Kochsalzlösung in seinen Adern zirkuliert, so dauert es doch bei etwas niedriger Aufsentemperatur mehrere Stunden, bis die Zellen des Zentralnervensystems vollständig unerregbar geworden sind. Führt man dann mit der Kochsalzlösung wieder eine Spur Sauerstoff in die Zirkulation ein, so ist in wenigen Minuten die Erregbarkeit wieder vollständig hergestellt[1]). Es ist das vielleicht unter den Gewebezellen das beste Beispiel für die wichtige Rolle, die der Sauerstoff als Lebensbedingung spielt. Für den Nerven hat H. von Baeyer[2]) kürzlich die gleiche Tatsache nachgewiesen, und Fröhlich hat in noch nicht publizierten Versuchen diese Erscheinung weiter verfolgt. In einer vollkommen reinen Stickstoffatmosphäre wird der Nerv, je nach der Temperatur, unter der das Tier in der letzten Zeit lebte, in drei bis zwölf Stunden nicht nur unerregbar, sondern auch leitungsunfähig. Bei der geringsten Zufuhr von Sauerstoff restituiert er aber schon innerhalb einer Minute

[1]) Verworn: „Ermüdung, Erschöpfung und Erholung der nervösen Centra des Rückenmarks. Ein Beitrag zur Kenntnis der Lebensvorgänge in den Neuronen.“ In Arch. f. Anat. u. Physiol., physiol. Abt. 1900, Suppl.

[2]) H. von Baeyer: „Das Sauerstoffbedürfnis des Nerven.“ In Verworns Zeitschr. f. allgem. Physiologie Bd. 2, 1902.

seine volle Funktionsfähigkeit. Andere Zellformen von Geweben der Kaltblüter sind noch viel unabhängiger vom Sauerstoff und gehen erst nach langer Zeit an Sauerstoffmangel zu Grunde. Macht man aber den Kaltblüter, z. B. den Frosch künstlich zum Warmblüter, indem man ihn in einen Wärmekasten bringt und seine Temperatur erhöht, so erstickt er, wie Winterstein gezeigt hat, genau so wie der Warmblüter in einigen Minuten. Dazu genügen schon Temperaturen von etwa 30° C. Ja, Winterstein fand, dafs bei einer Temperatur von 33 bis 35° C. die Zellen des Nervensystems bereits ohne Abschluss der Sauerstoffzufuhr unter heftigen Erregungserscheinungen ersticken und ihren ganzen Sauerstoffvorrat erschöpfen, so dafs ein auf diese Weise gelähmter Frosch sich auch bei Abkühlung in einer sauerstofffreien Atmosphäre nicht wieder erholt, sondern nur durch Zufuhr von neuem Sauerstoff nach Abkühlung wieder belebt werden kann.

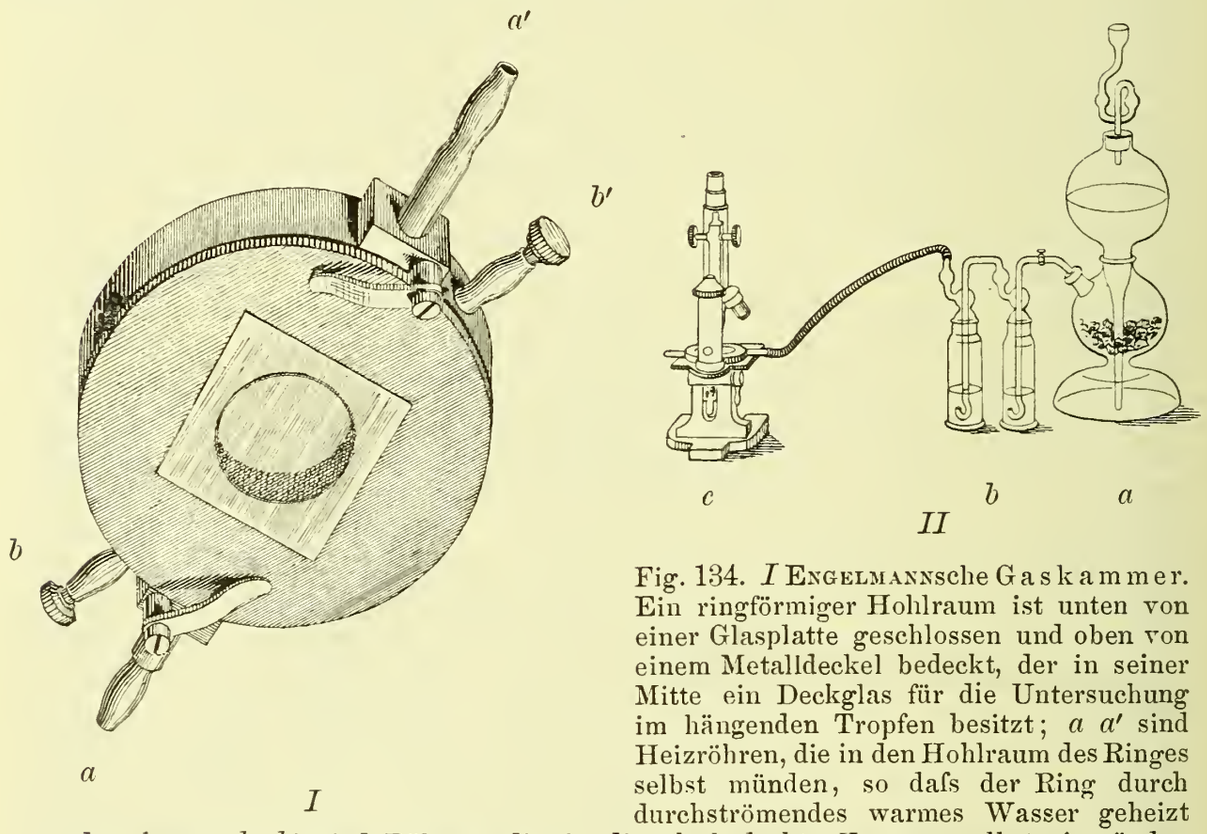


Fig. 134. *I* Engelmannsche Gaskammer. Ein ringförmiger Hohlraum ist unten von einer Glasplatte geschlossen und oben von einem Metalldeckel bedeckt, der in seiner Mitte ein Deckglas für die Untersuchung im hängenden Tropfen besitzt; *a a′* sind Heizröhren, die in den Hohlraum des Ringes selbst münden, so dafs der Ring durch durchströmendes warmes Wasser geheizt werden kann; *b b′* sind Röhren, die in die glasbedeckte Kammer selbst einmünden und zum Hindurchleiten des Gases dienen, so dafs der am Deckglas hängende Tropfen mit seinem lebendigen Inhalt in der Kammer vom Gase umspült wird. *II* Versuchsanordnung zur Untersuchung in reinem Wasserstoff. *a* Kippscher Apparat zur Wasserstoffentwicklung, *b* zwei Waschflaschen zur Reinigung des Wasserstoffs, *c* Mikroskop, unter dem sich die Gaskammer mit hängendem Tropfen befindet.

Für einzellige, freilebende Organismen hat man ein bequemes Mittel, um den Sauerstoff vollständig auszuschliefsen, ohne andere schädigende Momente in den Versuch einzuführen, das ist der Stickstoff und der Wasserstoff. Stickstoff und Wasserstoff sind für den Organismus durchaus indifferente Gase. Da man nun in einem geschlossenen Raume die atmosphärische Luft, in welcher der Sauerstoff, wenigstens für tierische Zellen, der allein wirksame Bestandteil

[1]) H. Winterstein: „Über die Wirkung der Wärme auf den Biotonus der Nervenzentren.“ In Verworns Zeitschr. für allgem. Physiologie Bd. 1, 1902.

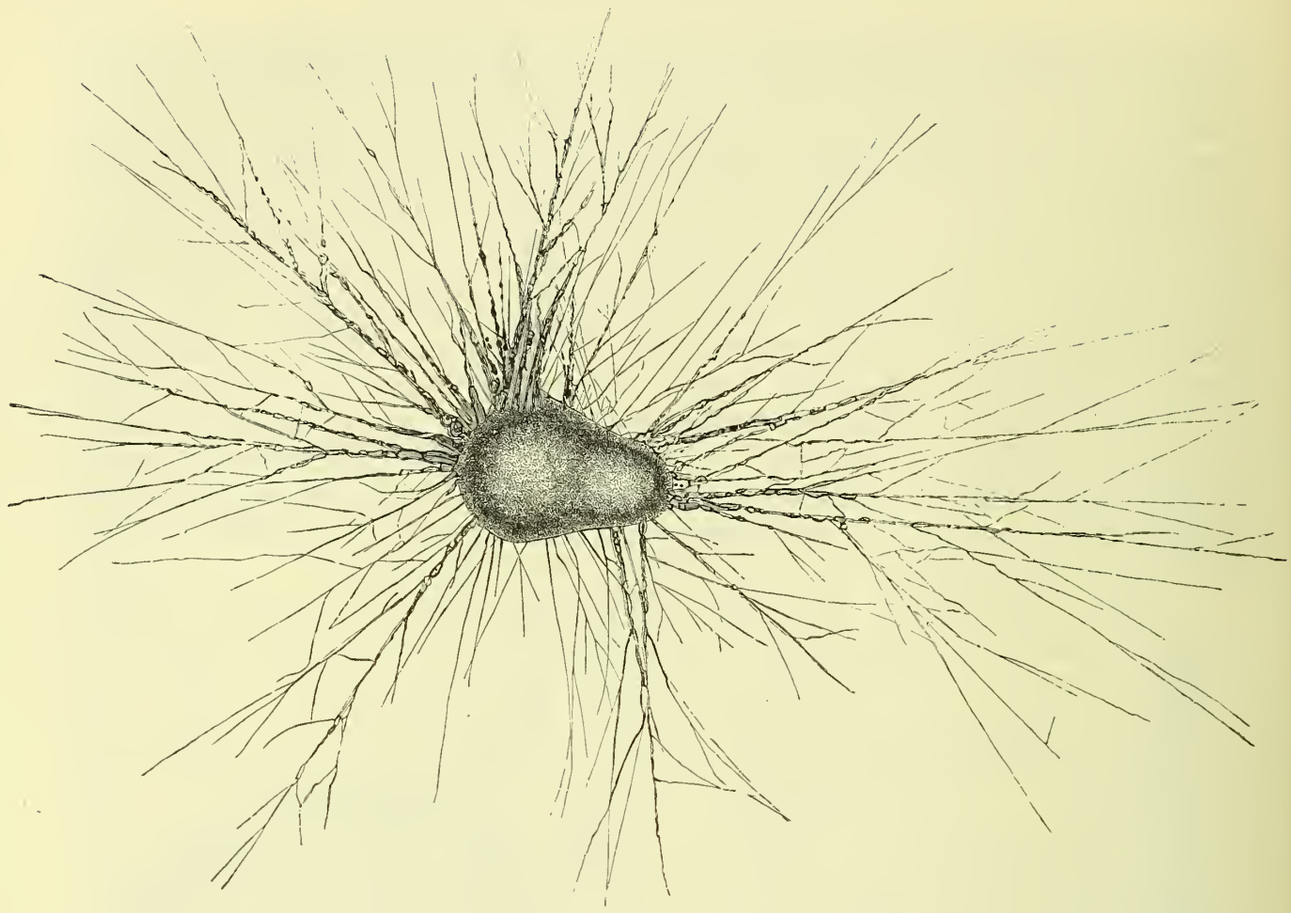
ist, sehr leicht durch Stickstoff oder Wasserstoff verdrängen und ersetzen kann, braucht man nur chemisch reinen Stickstoff oder Wasserstoff durch eine geschlossene Gaskammer zu leiten, wie sie am zweckmäfsigsten Engelmann für mikroskopische Untersuchungen konstruiert hat (Fig. 134 *I*). In eine solche Gaskammer werden die zu untersuchenden Zellen in einem hängenden Tropfen des flüssigen Mediums, in dem sie leben, gesetzt und beobachtet. Durch eine Reihe von Versuchen hat Kühne[1]) gezeigt, dafs nach Verdrängung der Luft durch Wasserstoff Amöben erst nach etwa 24 Minuten allmählich ihre Bewegungen einstellen. Aus diesem Zustande können sie durch erneute Zufuhr von atmosphärischer Luft wieder zum Leben gebracht werden. Dagegen sterben sie, wenn sie einige Zeit länger unter Sauerstoffabschlufs verweilen. Grofse Myxomycetenplasmodien stellen oft erst nach drei Stunden im sauerstofffreien Medium ihre Protoplasmabewegung ein und sterben noch später.

Für das Studium der Frage, in welcher Weise die beiden Phasen der Kontraktionsbewegungen, die Expansions- und die Kontraktionsphase, durch die Sauerstoffentziehung beeinflufst werden, sind die marinen Rhizopoden mit ihren langen Pseudopodien, an denen die Bewegung jedes Protoplasmateilchens auf eine sehr grofse Strecke hin ausgedehnt ist, die günstigsten Objekte[2]). Bringt man z. B. das Rhizoplasma Kaiseri, ein nacktes Rhizopod, aus dessen einkernigem, orangerotem Zellkörper nach allen Seiten hin dünne anastomosierende Pseudopodien mit ungemein lebhafter Protoplasmaströmung ausstrahlen (Fig. 135 *I*), in die Engelmannsche Gaskammer und leitet einen Wasserstoffstrom hindurch, so sieht man, dafs erst nach 1½ bis 3 Stunden die Wirkungen der Sauerstoffentziehung bemerkbar werden. Die zentrifugale Protoplasmaströmung, die vorher sehr lebhaft war, so dafs sich die Pseudopodien ausstreckten, wird schwächer und schwächer, bis sie schliefslich ganz aufhört. Statt dessen besteht die zentripetale Strömung noch eine Zeitlang fort, so dafs die Pseudopodien sich langsam verkürzen. Allmählich läfst aber auch die zentripetale Strömung mehr und mehr nach, und bald ist sie kaum noch bemerkbar. Das Protoplasma hat sich an den Verzweigungsstellen zu winzigen Anhäufungen gesammelt, die aber nicht kuglig und spindelförmig sind, wie bei stärkerer kontraktorischer Erregung, sondern mehr spitzig, eckig und zackig. In dieser Form bleibt das Rhizoplasma schliefslich bewegungslos liegen (Fig. 135 *II*). Exemplare mit kürzeren Pseudopodien haben dieselben zuletzt ganz eingezogen. Es ist also durch die Sauerstoffentziehung zuerst die Expansionsphase (die zentrifugale Protoplasmaströmung) und dann erst allmählich die Kontraktionsphase (die zentripetale Protoplasmaströmung) zum Stillstand gekommen. Läfst man nunmehr von neuem atmosphärische Luft hinzu, so treten bereits nach fünf Minuten wieder die ersten neuen Pseudopodienspitzen aus dem zentralen Zellkörper hervor. Nach etwa zehn Minuten wird auch auf den alten Pseudopodien wieder eine lebhafte Strömung bemerkbar. Es kommt ein neuer Protoplasmastrom

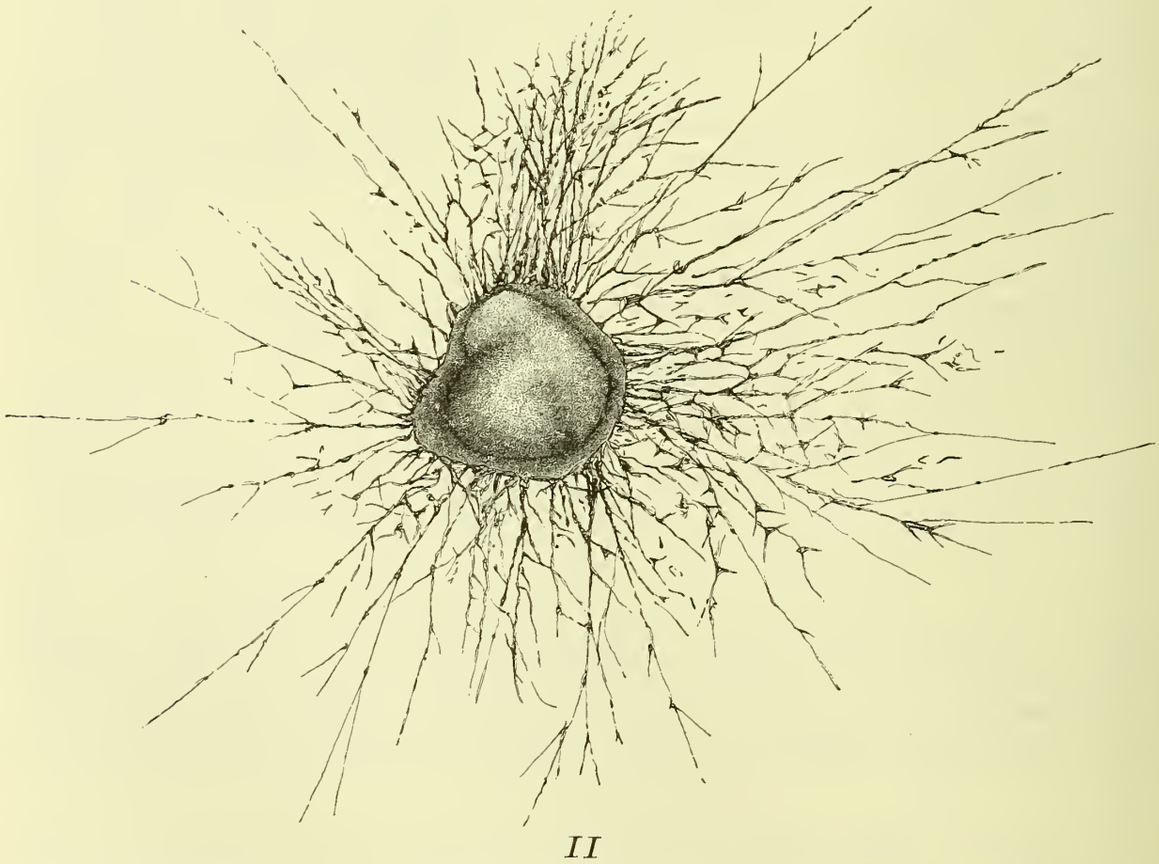
---

[1]) Kühne: „Untersuchungen über das Protoplasma und die Kontraktilität.“ Leipzig 1864.

[2]) Verworn: „Zellphysiologische Studien am Roten Meer.“ In Sitzungsber. d. Kgl. Preufs. Akad. d. Wiss. zu Berlin Bd. 46, 1896.



I



II

Fig. 135. Rhizoplasma Kaiseri. *I* Individuum in normalem Zustande mit ausgestreckten Pseudopodien und lebhafter Protoplasmaströmung. *II* Individuum mit Stillstand der Protoplasmabewegung nach O-Entziehung. Das Protoplasma bildet auf den Verzweigungsstellen der Pseudopodien kleine eckige Anhäufungen.

auf ihnen vom Zentrum her, und die kleinen Anhäufungen zerteilen sich, indem ihre Substanz teils zentripetal, teils zentrifugal weiterfliefst. Auf diese Weise glätten sich die Pseudopodien, ihre Strömung wird lebhafter, und nach 1/2 Stunde hat das Ganze wieder dasselbe Aussehen wie im Anfang des Versuchs.

Auch an Flimmerzellen konnte Engelmann feststellen, dafs sie noch mehrere Stunden lang ohne Sauerstoff fortzuleben im stande sind, und das gleiche hat Hermann für den Muskel gezeigt, indem er von den beiden, vollständig gleichen Musculi gastrocnemii eines Frosches den einen in einen Zylinder mit reinem Wasserstoff, den anderen in einen Zylinder mit sauerstoffhaltiger Luft brachte und mittels elektrischer Reize, die gleichzeitig beide Muskeln trafen, ihre Erregbarkeit prüfte. Der Muskel im reinen Wasserstoff lebte noch mehrere Stunden bis zu einem Tage, ehe er unerregbar wurde, und der andere Muskel im Sauerstoff blieb stets nur wenige Stunden länger erregbar. Es geht aus allen diesen Versuchen hervor, dafs gewisse Zellen und Gewebe längere Zeit in einem sauerstofffreien Medium am Leben bleiben können.

Nach kürzerer oder längerer Zeit gehen indessen bei Sauerstoffentziehung alle lebendigen Organismen zu Grunde. Ohne Sauerstoff kann kein Leben auf die Dauer bestehen.

Dennoch gibt es einige scheinbare Ausnahmen, das sind Organismen, die, wie es scheint, dauernd ohne Sauerstoff leben können.

Eine solche Ausnahme scheinen auf den ersten Blick alle grünen Pflanzen zu bilden, und es gab eine Zeit, wo man das wirklich ernsthaft glaubte. Die Pflanzen verhalten sich in gewisser Beziehung gerade umgekehrt wie die Tiere; sie nehmen Kohlensäure auf und geben Sauerstoff ab. Solange das Sonnenlicht auf ihre grünen Blätter wirkt, bedürfen sie keines Sauerstoffs. Man kann daher eine grüne Pflanze in einem sauerstofffreien Raum dauernd lebend erhalten, wenn man sie im Lichte stehen läfst und ihr Kohlensäure zuführt. Aber diese Kohlensäureaufnahme und Sauerstoffabgabe ist nicht der Atmungsprozefs der Pflanze. In Wirklichkeit atmet die Pflanze ebenso wie jedes Tier Sauerstoff ein und Kohlensäure aus, wie wir schon bei anderer Gelegenheit sahen [1]). Diese Tatsache ist nur verdeckt durch den Assimilationsprozefs. Nachts dagegen, wo die Assimilation im Dunkeln aufhört, sehen wir, dafs die Pflanze Sauerstoff einatmet und Kohlensäure ausatmet, und wenn wir sie in einem geschlossenen Raum kultivieren, so lebt sie nachts wieder von dem Sauerstoff, den sie bei Tage durch Spaltung der aufgenommenen Kohlensäure freigemacht hat. Der Assimilationsprozefs der Kohlensäure ist also scharf von der Atmung zu unterscheiden. Beides sind gänzlich voneinander getrennte Vorgänge.

Viel weniger klar als bei den Pflanzen liegen aber die Verhältnisse bei einer eigentümlichen Art von Organismen, den sogenannten „Anaërobien“. Die Anaërobien sind Organismen, besonders aus der Gruppe der Bakterien, welche unter völligem Abschlufs von Sauerstoff dauernd leben können. Ja, viele von ihnen gehen sogar zu Grunde, wenn sie mit freiem Sauerstoff in Berührung kommen. Seitdem Pasteur, der Vater der modernen Bakteriologie, die Existenz solcher seltsamen Wesen zuerst behauptete, ist deren wirkliches Vor-

[1]) pag. 188.

handensein zwar vielfach angezweifelt worden, doch kann in neuerer Zeit kein Zweifel an der Richtigkeit dieser Angabe mehr bestehen. So wachsen z. B. die Rauschbrand- und Tetanusbakterien anaërob (Fig. 136). So vermögen auch die Choleravibrionen unter Abschluſs der Luft in alkalischen Nährmedien ausgezeichnet zu leben, wie sie sich ja denn auch im Darm, wo ihnen kaum Spuren von freiem Sauerstoff zur Verfügung stehen, rapide vermehren. Diese Tatsache ist um so auffallender, als die Cholerabakterien, mit der Luft in Berührung gebracht, sich als ungeheuer sauerstoffgierige Organismen erweisen. Da man indessen nicht annehmen kann, daſs sie sich ohne Sauerstoffzufuhr in so enormer Weise zu vermehren vermögen, wie das im Darm geschieht, und da man andererseits ihre Gier nach freiem Sauerstoff kennt, so bleibt nichts übrig als die Annahme, daſs die Cholerabakterien und ebenso die anderen Anaërobien, wie z. B. die Tetanusbakterien und Rauschbrandbazillen, die Fähigkeit haben, bei Abschluſs von freiem Sauerstoff gewissen chemischen Verbindungen, etwa den Salzen der Alkalien, welche sich in ihrem Medium befinden, Sauerstoff zu entnehmen, d. h. also den Sauerstoff aus festen Verbindungen abzuspalten. Immerhin bedarf diese Annahme erst noch der experimentellen Entscheidung, und das gilt auch für die anderen anaëroben Darmparasiten, die, wie z. B. die Spulwürmer, nach den Untersuchungen von Bunge[1]) in einem völlig sauerstofffreien Medium bei lebhaften Bewegungen 4—5 Tage zu leben im stande sind.

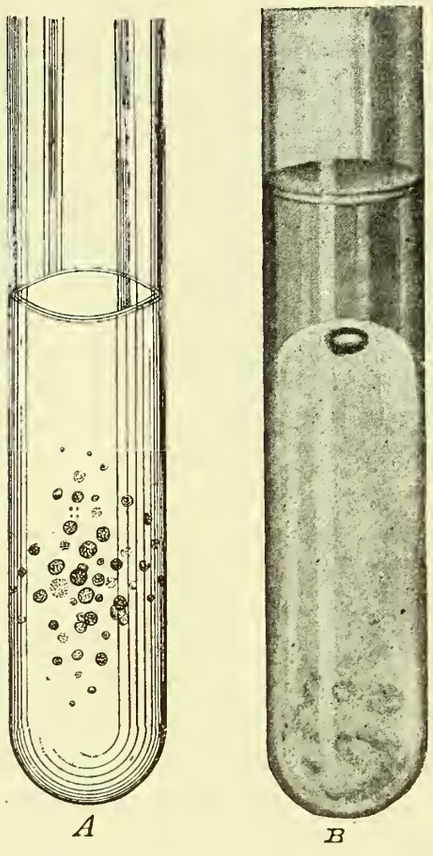


Fig. 136. *A* Rauschbrandbakterien-Kultur. Nach Migula. Im Innern der Nährgelatine liegen, von der Luft abgeschlossen, die kugelförmigen Kolonien. *B* Tetanusbakterien-Kultur. Die Bakterien haben den unteren Teil der Nährgelatine im Reagenzröhrchen verflüssigt und eine Gasblase gebildet, die sich am oberen Ende der verflüssigten Masse befindet. Die Bakterien sind nur im unteren, von der Luft durch eine dicke Gelatineschicht getrennten Teile des Reagenzröhrchens gewachsen.

Schlieſslich aber nehmen die Organismen im Zustande des latenten Lebens, wie bei allen anderen Lebensbedingungen, welche direkt den Stoffwechsel betreffen, so auch hier eine gesonderte Stellung ein. Sie brauchen keinen Sauerstoff, wie sie keine Nahrung und kein Wasser brauchen, und bleiben dabei doch lebensfähig. Die Erscheinung ist ohne weiteres verständlich, denn wo sich kein Stoffwechsel nachweisen läſst, da finden wir auch keine Oxydationsprozesse.

4. Die Temperatur.

Auſser den Bedingungen der Stoffzufuhr (Nahrung, Wasser, Sauerstoff), von denen der Stoffwechsel unmittelbar abhängig ist, müssen

[1]) Bunge: „Über das Sauerstoffbedürfnis der Darmparasiten.“ In Zeitschr. f. physiol. Chemie Bd. 8, 1883.

noch gewisse andere Bedingungen erfüllt sein, damit das Leben dauernd bestehen kann. Dazu gehört vor allen Dingen eine Temperatur innerhalb gewisser Grenzen.

Es ist bekannt, dafs die chemischen Verbindungen in hohem Grade unter dem Einfluſs der Temperatur stehen. Hohe Temperaturen führen im allgemeinen zu Dissoziationen von Verbindungen, die bei niederen Temperaturen sehr gut unverändert existieren können. Die lebendige Substanz ist ein Gemisch von zahlreichen chemischen Stoffen, unter denen sich hochkomplizierte Verbindungen in äufserst labilem Zustande befinden. Es liegt also auf der Hand, dafs auch die lebendige Substanz in hohem Grade von der Temperatur abhängig sein mufs, dafs das Leben nur innerhalb bestimmter Temperaturgrenzen bestehen kann. Diese Temperaturgrenzen, das Temperaturminimum und das Temperaturmaximum, sind freilich für die verschiedenen Formen der lebendigen Substanz durchaus verschieden. Temperaturen, bei denen die einen gedeihen, sind für andere Organismen schon tödlich. Aber es interessiert uns hier nicht, für die einzelnen Organismenformen die obere und untere Temperaturgrenze festzustellen, sondern es kommt uns allein darauf an, zu prüfen, welches das Temperaturminimum und -Maximum ist, bei dem überhaupt noch Leben auf der Erdoberfläche existieren kann.

Es ist vielfach schon die Beobachtung gemacht worden, dafs poikilotherme Tiere und Pflanzen einfrieren können, ohne ihre Lebensfähigkeit dadurch zu verlieren. So sah John Franklin auf seiner Polarreise im Jahre 1820 Karpfen, nachdem sie steinhart gefroren waren, beim Erwärmen am Feuer wieder lebendig werden und umherspringen, obwohl an den geschlachteten Exemplaren die Eingeweide so fest waren, dafs sie als ein einziges Stück entfernt werden konnten. Ebenso brachte Dumeril Frösche, die in kalter Luft von —4° bis —12° hart gefroren waren, durch vorsichtiges Erwärmen wieder zum Leben, und auch Preyer[1]), der eine Reihe diesbezüglicher Angaben gesammelt hat, machte die Beobachtung, dafs fest gefrorene Frösche, wenn ihre Innentemperatur —2,5° C. nicht erreicht hatte, wieder belebt werden konnten. Ähnliche Beobachtungen konnte Romanes an Medusen (Aurelia aurita) machen, deren weicher, gallertartiger Körper von lauter feinen Eiskristallen durchschossen war. Allein, alle diese Angaben sind mit einiger Kritik aufzufassen. Zweifellos ist wohl die Tatsache, dafs alle diese Tiere wirklich fest in Eis einfrieren und dennoch nach vorsichtigem Auftauen wieder ins Leben zurückkehren können; aber bei allen diesen Beobachtungen ist es nicht entschieden, ob die lebendige Substanz der Zellen selbst eine Temperatur unter 0° C. besitzt. Bekanntlich produzieren alle Zellen eine gewisse Menge Wärme durch ihren Stoffwechsel, und ihre Innentemperatur könnte, wenn sie eingefroren sind, infolgedessen bei kürzerem Einfrieren um ein geringes höher sein als die des umgebenden Eises. Es wäre daher möglich, dafs die lebendige Substanz der Zellen selbst in allen diesen Beobachtungen gar nicht eine Abkühlung auf 0° oder unter 0° C. erfahren hätte. Es bedurfte also genauerer Untersuchungen, um die Frage zu entscheiden, ob die lebendige Zelle selbst eine Abkühlung ihrer Substanz bis auf oder

[1]) Preyer: „Naturwissenschaftliche Tatsachen und Probleme.“ Berlin 1880.

unter 0° C. ohne Schaden erträgt. Derartige Versuche hat zuerst Kühne angestellt.

Kühne[1]) setzte in einem Uhrschälchen einen Tropfen Wasser, in dem sich viele Amöben befanden, auf Eis und fand, dafs allmählich, entsprechend der Abkühlung, die Bewegungen der Amöben langsamer und langsamer wurden, bis sie schliefslich ganz aufhörten und die Amöben vollständig regungslos liegen blieben. Wurde der Tropfen dann wieder auf gewöhnliche Zimmertemperatur gebracht, so stellten sich die Bewegungen wieder ein. Die Amöben waren also am Leben geblieben. Anders aber gestaltete sich der Erfolg, wenn Kühne den Tropfen mit den Amöben selbst einfrieren liefs. Alsdann blieben die Amöben auch nach dem Erwärmen regungslos und waren nicht mehr ins Leben zurückzurufen.

Sehr eingehende Versuche stellte in neuerer Zeit Kochs[2]) an Fröschen und Wasserkäfern an. Er liefs diese Tiere in Gläsern mit Wasser einfrieren. Dabei blieb aber, wenn die Temperatur nicht sehr niedrig war, um die Tiere herum, rings vom Eise umschlossen, eine flüssige Wassermasse, deren Temperatur, wie sich nach Durchbohrung der Eismasse zeigte, 2° über dem Nullpunkt war. Fror auch diese letzte Wasserschicht nach der Anbohrung noch ein, so konnten die Tiere noch durch Erwärmen zum Leben gebracht werden, wenn sie nicht länger als 5—6 Stunden eingefroren waren. Bei dem Durchsägen derartiger Präparate stellte sich aber heraus, dafs die Tiere innen noch nicht hart gefroren waren. Wurde der Versuch dagegen so weit ausgedehnt, dafs auch das Innere der Tiere hart gefroren war, was eintrat, wenn sie in kalte Luft von —4° C. gebracht wurden, so waren alle Wiederbelebungsversuche vergeblich.

Die umfassendsten und an interessanten Ergebnissen reichsten Experimente hat kürzlich Bachmetjew[3]) an Schmetterlingen angestellt, indem er sich für die Temperaturmessung der Körperbestandteile der thermoëlektrischen Methode bediente. Es hat sich bei seinen Versuchen ergeben, dafs sich die Körpersäfte der Schmetterlinge ähnlich verhalten wie gewisse Flüssigkeiten, die unter ihren normalen Erstarrungspunkt bis zu einem bestimmten Temperaturgrade durch langsame Temperaturerniedrigung in flüssigem Zustande abgekühlt werden können, ohne zu erstarren. Erst wenn die „Unterkühlung“ einen bestimmten Temperaturgrad, den „kritischen Punkt“, erreicht hat, tritt die Erstarrung ein, und zwar unter der Erscheinung des sogenannten „Temperatursprunges“, d. h. einer plötzlichen Temperaturerhöhung. Auf diese Weise können die Schmetterlinge eine beträchtliche Temperaturerniedrigung ertragen, ohne dafs ihre Körpersäfte gefrieren. Aber auch vollständig erstarrte Schmetterlinge konnte Bachmetjew durch Erhöhung der Temperatur wieder beleben. Bezüglich der grofsen Fülle von interessanten Einzelheiten, welche die

---

[1]) W. Kühne: „Untersuchungen über das Protoplasma und die Kontraktilität.“ Leipzig 1864.

[2]) W. Kochs: „Kann die Kontinuität der Lebensvorgänge zeitweilig unterbrochen werden?“ In Biol. Zentralbl. Bd. 10, Nr. 22, 1890.

[3]) Bachmetjew: „Experimentelle entomologische Studien vom physikalisch-chemischen Standpunkte aus. I. Bd.: Temperaturverhältnisse bei Insekten.“ Leipzig 1901. — Derselbe: „Kalorimetrische Messungen an Schmetterlingspuppen.“ In Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 71, 1902. — Derselbe: „Ein neu entdecktes Schutzmittel bei Schmetterlingspuppen gegen Kälte.“ Societas entomologica, Jahrg. 16, 1902.

Untersuchungen von Bachmetjew ergeben haben, muſs auf die Originalarbeiten verwiesen werden.

Allen früheren Erfahrungen hat nun vor einiger Zeit Raoul Pictet [1]) Tatsachen hinzugefügt, nach denen wir, wie es scheint, nunmehr unsere Vorstellungen ganz verändern müssen.

Der bekannte Forscher, welcher uns bereits mit einer Anzahl auſserordentlich wertvoller Entdeckungen über die chemischen Wirkungen der niedrigsten Temperaturen überrascht hat, stellte vor einigen Jahren in seinem Laboratorium Versuche an über die physiologische Wirkung extrem niedriger Temperaturen. Die Versuchsobjekte wurden durch Holz vor der Berührung mit den Metallwänden des Kältegefäſses, in das sie gebracht wurden, geschützt, so daſs sie nur der niedrigen Lufttemperatur ausgesetzt waren. Dabei zeigte sich, daſs sich die verschiedenen Tiere sehr verschieden verhielten. Fische, welche in einem Eisblock auf —15° C. abgekühlt wurden, blieben nach vorsichtiger Erwärmung dennoch am Leben, obwohl ihre Versuchsgenossen sich wie das Eis selbst zu Pulver zerstampfen lieſsen. Dagegen gingen die Fische bei einer Abkühlung von —20° C. zu Grunde. Frösche ertrugen eine Temperatur von —28° C., Tausendfüſser von —50° C. und Schnecken sogar von —120° C., ohne zu sterben; ja, Bakterien überstanden eine Temperatur von unter —200° C.! Nach diesen überraschenden Versuchen dürfte es jetzt kaum noch zweifelhaft sein, daſs die lebendige Substanz der Zellen selbst in einzelnen Fällen zu Eis gefrieren kann, ohne ihre Lebensfähigkeit einzubüſsen.

In der Tat haben die Angaben Raoul Pictets durch die neuen und sehr gewissenhaften Versuche Macfadyens speziell für die Bakterien eine volle Bestätigung erfahren; ja, sie sind sogar noch übertroffen worden. Macfadyen konnte feststellen, daſs Kulturen von verschiedenen Bakterienarten, von den sehr hinfälligen Choleraspirillen an bis zu den sehr resistenten Milzbrandsporen, den Temperaturen flüssiger Luft von ca. —190° C. 1—7 Tage ausgesetzt werden können, ohne ihre Lebensfähigkeit und Virulenz einzubüſsen. Kulturen von Bacterium phosphorescens hören bei so niedrigen Temperaturen auf, zu leuchten, beginnen aber sofort wieder mit ihrer Lichtentwicklung, wenn sie herausgenommen werden. Die Grenze, bei der die Lebensfähigkeit der Bakterienkulturen erlischt, konnte auch Macfadyen nicht erreichen, obwohl er mit flüssigem Wasserstoff Temperaturen von —252° C. erzielte. Aber auch bei dieser Temperatur, die nur noch —21° C. über dem absoluten Nullpunkt liegt, wurde die Lebensfähigkeit der Bakterien trotz 10stündiger Dauer des Versuchs in keiner Weise geschädigt.

An diese Tatsachen knüpfen sich verschiedene Fragen.

Zunächst entsteht die Frage: Woran liegt es, daſs die lebendige Substanz mancher Organismen zu Grunde geht beim Gefrieren, wenn

---

[1]) Raoul Pictet: „Das Leben und die niederen Temperaturen.“ In Revue scientifique 52, 1893.

[2]) Macfadyen: „On the influence of the temperature of liquid air on Bacteria.“ In Proceedings of the Royal Society, Vol. 66, 1900. — Derselbe und Rocoland: „Further Note on the influence“ etc. Ebenda. Derselbe: „Influence of the temperature of liquid Hydrogen on Bacteria.“ Ebenda. — Derselbe: „The effect of physical agents on Bacterial life.“ Royal Inst. of Great Britain, Friday, June 8, 1900.

doch andere Fälle zeigen, dafs die lebendige Substanz mancher Organismen ohne Schaden einfrieren kann? Es ist von vornherein nicht ohne weiteres eine nähere Ursache für den Tod in den ersteren Fällen zu finden. Dennoch haben die Bemühungen besonders der Botaniker in neuerer Zeit ein Verständnis in dieser Beziehung angebahnt. Durch die Untersuchungen von Molisch[1]) ist es im höchsten Grade wahrscheinlich geworden, „dafs der Gefriertod der Pflanze im wesentlichen auf einen zu grofsen, durch die Eisbildung hervor-

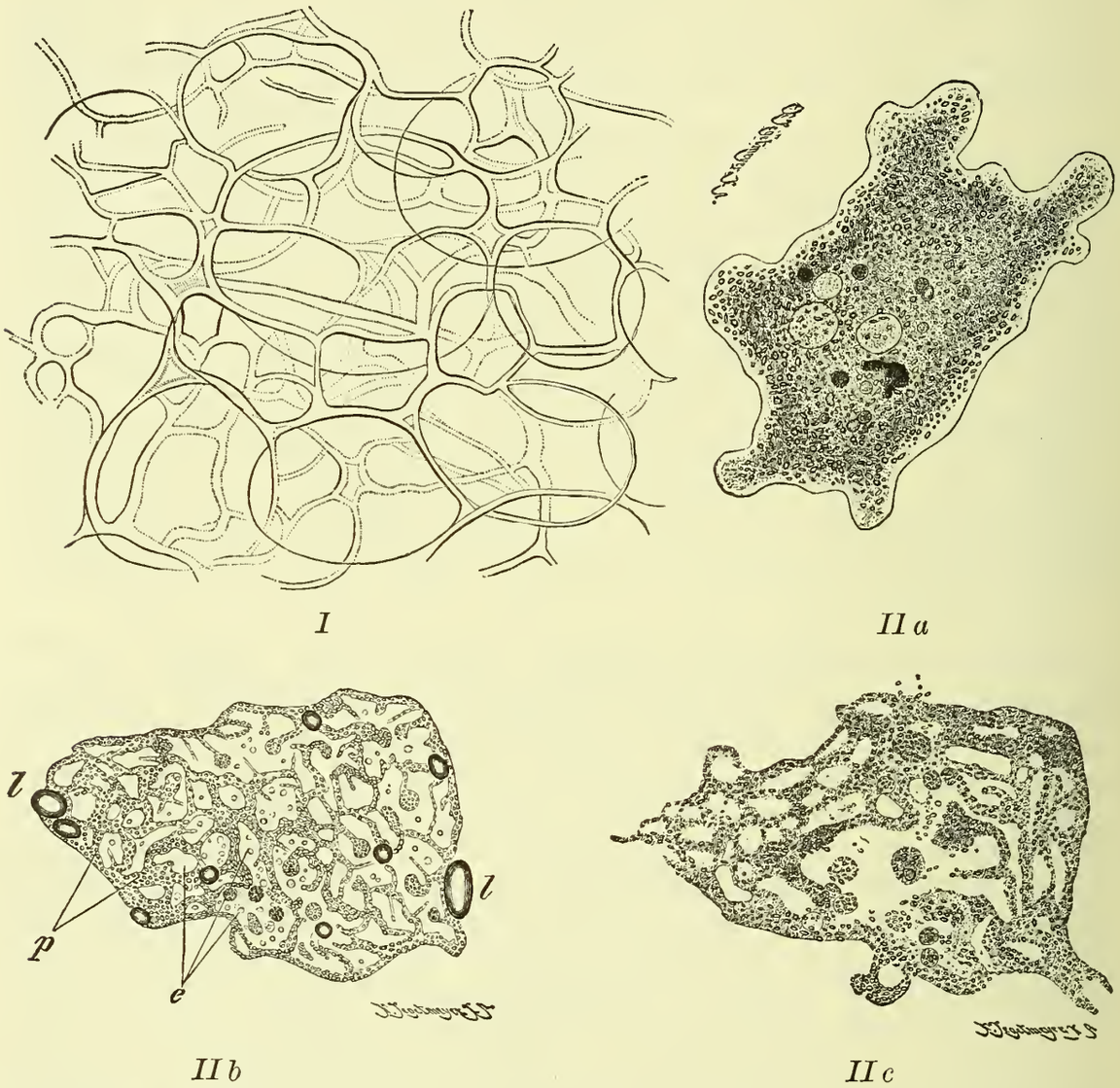


Fig. 137. I. Wässerige 2% Gelatinelösung gefroren und sodann aufgetaut. II. Amöbe, a) normal, b) eingefroren. Innerhalb der Amöbe bildet sich an zahlreichen Punkten unter Abscheidung von Luftbläschen *l* Eis auf Kosten des Plasma- und Vakuolenwassers; dadurch wird das Plasma *p* samt seinen festen Einlagerungen zwischen die Eisklümpchen *e* als unregelmäfsiges Gerüstwerk zusammengedrängt. c) aufgetaut. Die Amöbe zeigt deutlich die Lakunen, welche vorher von Eis erfüllt waren, dazwischen das tote Plasmagerüst. Nach Molisch.

gerufenen Wasserverlust des Protoplasmas zurückzuführen ist“. Durch den Wasserverlust wird die chemische Struktur der spezifischen Verbindungen des Protoplasmas offenbar in vielen Fällen so weitgehend verändert, dafs infolgedessen die Lebensfähigkeit dadurch vernichtet wird. Dafs die verschiedenen Formen der lebendigen Substanz in

[3]) Hans Molisch: „Untersuchungen über das Erfrieren der Pflanzen.“ Jena 1897.

sehr verschiedenem Grade durch den Wasserverlust beeinflufst werden, ist ja bekannt. Es braucht nur daran erinnert zu werden, dafs die meisten Organismen beim Eintrocknen ihre Lebensfähigkeit verlieren, während andere dabei nur in den Zustand des Scheintodes übergehen (pag. 138), ohne doch ihre Lebensfähigkeit einzubüfsen. So wird es, wenn das Einfrieren durch Wasserentziehung wirkt, verständlich, dafs die einen Organismen das Einfrieren vertragen, während die anderen dabei zu Grunde gehen. Dafs aber die Beschaffenheit organischer Verbindungen durch Einfrieren wesentlich verändert werden kann, geht z. B. aus den Versuchen von Molisch an Gelatine- und Stärkelösungen hervor, die nach dem Einfrieren eine ganz charakteristische Schwammstruktur zeigen (Fig. 137 *I*). Dabei haben sie durch den starken Wasserverlust ihr Klebevermögen verloren und gewinnen es erst nach Einwirkung höherer Temperatur allmählich wieder. Ganz ähnliche Strukturveränderungen zeigen Amöben nach dem Einfrieren (vgl. Fig. 137 *II*).

Eine andere Frage ist die, ob es sich in den eingefrorenen, aber lebensfähigen Organismen wirklich um einen völligen Stillstand der Lebensprozesse handle, eine Frage, die Preyer bejahen zu müssen glaubt. Theoretisch würde diese Annahme durchaus nichts gegen sich haben; denn wenn wir sehen, wie mit sinkender Temperatur die Energie der Lebensprozesse immer mehr abnimmt, dann ist es nicht ausgeschlossen, dafs einmal ein Punkt erreicht wird, wo dieselben überhaupt aufhören. Die Möglichkeit, dafs die Zellflüssigkeit selbst gefrieren kann, ohne die Lebensfähigkeit der Zelle zu vernichten, würde diese Annahme sogar noch unterstützen; denn wie wir sahen, kann das Leben ohne flüssiges Wasser nicht bestehen. Sobald also das flüssige Wasser in der lebendigen Substanz in den festen Zustand übergegangen ist, müfste man erwarten, dafs auch die chemischen Umsetzungen in der Zelle stehen blieben. Allein, um mit Sicherheit diese Frage zu beantworten, fehlen uns doch bis jetzt noch die entscheidenden Experimente. Erst wenn sich herausstellen sollte, dafs lebendige Substanz in gefrorenem Zustande jahrelang lebensfähig erhalten werden kann, wie sich gewisse Organismen in getrocknetem Zustande Jahre, Jahrzehnte, ja Jahrhunderte lebensfähig erhalten lassen, erst dann würde die Wahrscheinlichkeit, dafs das Leben in den gefrorenen Organismen wirklich stillsteht, der Gewifsheit nahekommen. Vorläufig fehlen diese Feststellungen noch. Eine Tatsache ferner, welche, wenigstens für gewisse Organismen, der Annahme eines völligen Stillstandes sehr ungünstig gegenübersteht, ist die von Pictet gemachte Beobachtung, dafs Organismen, die zu Eis gefroren sind, gegen ein weiteres Sinken der Temperatur über einen bestimmten Punkt hinaus nicht mehr resistent bleiben. Sie sind nach dem Auftauen nicht mehr zum Leben zurückzurufen. Stände bei diesen Organismen das Leben wirklich absolut still, so wäre es schwer zu verstehen, wie ein weiteres Sinken der Temperatur noch von Einfluſs sein sollte. Demgegenüber kann man sich jedoch angesichts der von Pictet und Macfadyen für Bakterien erreichten ganz aufserordentlich niedrigen Temperaturen wiederum kaum der Vorstellung verschliefsen, dafs hier das Leben wirklich vollständig zum Stillstand gekommen sein mufs. Wir müssen deshalb auf eine definitive Lösung der Frage nach dem absoluten Stillstand des Lebens in der Kälte vorläufig noch verzichten.

Auf ähnliche Schwierigkeiten wie die Feststellung des Minimums

der äufseren Temperatur stöfst auch die des Maximums. Das Maximum ist in jedem Falle gegeben durch den Punkt, wo die Eiweifskörper in der lebendigen Substanz der Zelle gerinnen. Die Eiweifskörper spielen, wie wir wissen, im Leben der Zelle die wesentlichste Rolle, und es ist begreiflich, dafs, wenn das gelöste Eiweifs in den festen Zustand übergeht, der Stoffwechsel, also das Leben stillstehen mufs. Hiernach könnte es sehr einfach scheinen, das Temperaturmaximum, bei dem noch Leben bestehen kann, zu ermitteln. Indessen ist einerseits die Gerinnungstemperatur für verschiedene Eiweifskörper eine sehr verschiedene, anderseits gibt es Berichte über Organismen, die selbst bei Temperaturen noch lebten, wo längst alles Eiweifs geronnen sein müfste.

Kühne[1]) stellte in gleicher Weise wie über das Temperaturminimum auch über das Temperaturmaximum an Amöben Versuche an, bei denen er fand, dafs sich die vorher lebhaft kriechenden Amöben bei einer Temperatur von 35° C. kontrahierten, aber noch lebensfähig blieben, dafs sie dagegen nach einer Erwärmung auf 40—45° C. nicht mehr durch Abkühlung zum Leben zurückzurufen waren. Dabei konnte Kühne feststellen, dafs ein Eiweifskörper der Amöbenzelle, den er für die kontraktile Substanz hält, bereits bei 40° C., ein anderer erst bei 45° C. gerinnt. Für Pflanzenzellen ermittelte Max Schultze[2]) eine Temperatur von 47° C. als den Punkt, wo der Tod eintrat. Demgegenüber haben verschiedene andere Autoren Angaben gemacht von merkwürdigen Fällen, in denen Organismen noch unter viel höheren Temperaturgraden existieren. Die wunderbarste Angabe war bisher immer die Beobachtung von Ehrenberg[3]), der in den heifsen Quellen von Ischia bei einer Temperatur von 81—85° C. zwischen Filzen von Oszillarien ziliate Infusorien und Rädertierchen lebend antraf. Hoppe-Seyler[4]), der in Casamicciola auf Ischia diese Angabe Ehrenbergs einer Prüfung unterzog, fand freilich nur bedeutend niedrigere Temperaturen. Algen lebten, wenn sie heifsen Dämpfen ausgesetzt waren, zwar bei 64,7° C., aber im Wasser betrug die höchste Temperatur, bei der sie existierten, nur 53° C.

Vor mehreren Jahren sind aber von neuem sehr eingehende Untersuchungen in Amerika an den heifsen Quellen des Yellowstone-Park unternommen worden, bei denen wieder lebendige Algen unter viel höheren Temperaturen gefunden wurden. Die alte Ehrenbergsche Angabe scheint also doch nicht unrichtig gewesen zu sein.

Für einige Bakterienformen hat in neuester Zeit Macfadyen[5]) nachgewiesen, dafs sie sehr hohe Temperaturen ertragen können. Es gibt „thermophile“ Bakterien, die das Optimum ihres Wachstums erst bei einer Temperatur von 50—65° C. haben, und manche wachsen sogar in ihren Kulturen noch bei 72° C.

Sind diese Tatsachen schon wunderbar genug, so kennen wir doch

---

[1]) Kühne: „Untersuchungen über das Protoplasma und die Kontraktilität.“ Leipzig 1864.

[2]) Max Schultze: „Das Protoplasma der Rhizopoden und der Pflanzenzellen.“ Leipzig 1863.

[3]) Ehrenberg in: Monatsber. d. Akad. d. Wissensch. zu Berlin 1859.

[4]) Hoppe-Seyler: „Physiologische Chemie.“ Teil I. Berlin 1877.

[5]) Macfadyen: „The effect of physical agents on Bacterial life.“ Royal Institution of Great Britain, June 8, 1900.

noch eine sicher verbürgte, leicht zu beobachtende Erscheinung, die noch viel auffallender ist. Das ist das Verhalten gewisser Sporen von Bakterien gegenüber hohen Temperaturen. Koch, Brefeld u. a. haben gezeigt, dafs die Sporen des Milzbrandbazillus (Bacillus anthracis), sowie des Heubazillus (Bacillus subtilis) Temperaturen von mehr als 100° C. ertragen können, ohne ihre Lebensfähigkeit einzubüfsen.

Für diese rätselhaften Tatsachen fehlt uns vorläufig noch jede Erklärung. Wir können nur annehmen, dafs in diesen Organismen nur solche Eiweifskörper resp. Eiweifsverbindungen vorhanden sind, die durch hohe Temperaturen, ja, wie bei den Sporen der Heubazillen, selbst in der Siedehitze nicht zum Gerinnen gebracht werden können, denn die Annahme, dafs die lebendige Substanz in diesen Organismen trotz der äufseren Hitze des umgebenden Mediums nicht bis zum Gerinnungspunkt des Eiweifses erwärmt werden sollte, ist selbstverständlich ausgeschlossen, und dasselbe gilt von der Annahme, dafs die Lebensfähigkeit trotz der Gerinnung der Eiweifskörper in ihnen erhalten bleiben sollte. Wir wissen vorläufig noch nicht, in welchen molekularen Veränderungen das Wesen des Gerinnungsprozesses begründet ist, und von welchen Bedingungen sein Eintreten, abgesehen von den wenigen bekannten Faktoren, noch sonst beeinflufst wird. Erst wenn wir über diese Fragen besser unterrichtet sein werden, wird vermutlich auch einiges Licht auf die rätselhaften Erscheinungen fallen, die wir eben kennen gelernt haben.

5. Der Druck.

Wie die Temperatur hat auch der Druck, unter dem die Körper stehen, einen Einfluls auf ihre chemische Konstitution. Dieser Einfluls macht sich besonders in gewissen Fällen bemerkbar, wo der chemische Körper in einem Medium sich befindet, mit dessen Stoffen er in chemischer Beziehung steht. Ist diese Bedingung erfüllt, befindet sich ein chemischer Körper in einem gasförmigen oder flüssigen Medium, das Stoffe enthält, die zu ihm chemische Affinität besitzen, so kann durch Erhöhung des Drucks eine chemische Verbindung zwischen dem Körper und den betreffenden Stoffen des Mediums eintreten, durch Verminderung dagegen eine Spaltung in die früheren Bestandteile. Diese Erscheinung beruht auf dem Antagonismus zwischen den Wärmebewegungen der Moleküle resp. Atome im Molekül und dem Druck. Bei einem gröfseren Druck werden die Moleküle resp. Atome im Molekül zusammengedrängt. Es können also mehr Moleküle und Atome des Mediums mit den Molekülen resp. Atomen des betreffenden Körpers in Berührung treten, während bei Aufhebung des Druckes die Wärmebewegungen der Moleküle und Atome wieder so grofs werden, dafs die Atome sich aus der lockeren Verbindung losreifsen.

Die lebendige Substanz befindet sich in einem solchen Falle. Sie lebt in einem Medium, sei es Luft oder Wasser, mit dem sie in chemischem Stoffaustausch steht. Es ist also klar, dafs der Druck, sei es der Luftdruck, sei es der Wasserdruck, eine grofse Bedeutung für das Leben haben wird, und dafs ein Druck innerhalb bestimmter Grenzen zu den allgemeinen Lebensbedingungen der lebendigen Körper gehören mufs.

Leider ist gerade diese Lebensbedingung bisher noch am wenigsten

erforscht, und es ist zurzeit erst zum Teil möglich, festzustellen, bei welchem Druck der Luft oder des Wassers überhaupt noch Leben existieren kann, zwischen welche Grenzen des Druckes das Leben auf der Erdoberfläche in seiner jetzigen Form eingeengt ist. Bei der experimentellen Erforschung dieser Probleme müfste aber wieder eingehend spezialisiert und es müfsten die Werte für die einzelnen Konstituenten von Luft und Wasser, wie Sauerstoff, Kohlensäure etc., manometrisch gesondert bestimmt werden.

Wir haben bereits bei Besprechung des Sauerstoffes als allgemeiner Lebensbedingung die Bedeutung des Partiardrucks dieses Gases kennen gelernt[1]) und haben gesehen, dafs reiner Sauerstoff bei einem Druck von mehr als drei Atmosphären auf homoiotherme Tiere schon tödlich wirkt, während der gleiche Erfolg in gewöhnlicher Luft erst bei einem Druck von 15—20 Atmosphären eintritt. Ebenso erfolgt der Tod, wenn der Partiardruck des Sauerstoffes allzusehr sinkt.

Man hat das gewagte Experiment der Luftballonfahrt benutzt, um Erfahrungen darüber zu sammeln, bei welcher Höhe in der Atmosphäre der Luftdruck so gering wird, dafs für den Menschen Lebensgefahr eintritt. Berühmt geworden ist die Luftballonfahrt, die Spinelli, Sivel und Tissandier im Jahre 1875 von Paris aus machten. Sie stiegen ziemlich schnell in die Höhe und erreichten ohne irgend welche Störung eine Höhe von 7000 Metern. Bei etwa 7500 Metern dagegen, so erzählt Tissandier, fühlten sie eine immer mehr zunehmende Schwäche und Apathie, die sich bald zu vollständiger Bewegungslosigkeit steigerte, obwohl der Geist zunächst noch klar blieb. Die willkürlichen Bewegungen konnten sie nicht mehr ausführen und selbst die Zunge nicht mehr zum Sprechen benutzen. Als Tissandier dann die Beobachtung gemacht hatte, dafs der Ballon eine Höhe von 8000 Metern überschritten hatte, verlor er nach vergeblichen Versuchen, seinen beiden Genossen diese Tatsache mitzuteilen, das Bewufstsein. Als er wieder erwachte, war der Ballon bis 7059 Meter gesunken. Darauf warf Spinelli, der ebenfalls wieder erwacht war, Sand aus, um den Ballon nicht zu schnell fallen zu lassen. Infolgedessen stieg der Ballon wieder, und die Luftschiffer verloren von neuem ihr Bewufstsein. Als Tissandier darauf zum zweiten Male erwachte, waren sie bis zu 6000 Metern Höhe gesunken, und das Barometer zeigte an, dafs der Ballon eine Höhe von etwa 8500 Metern erreicht hatte. Aber Tissandier war diesmal der einzige, welcher das Licht wieder erblicken sollte; seine beiden Gefährten erwachten nicht mehr.

Für Pflanzen und Tiere kann man das Luftdruckminimum, bei dem sie eben noch am Leben bleiben, unter der Luftpumpe bestimmen, wobei es sich für die Tiere hauptsächlich um den Partiardruck des Sauerstoffs, für die Pflanzen um den der Kohlensäure handelt; doch liegen genauere Untersuchungen über diese Verhältnisse noch nicht in erwünschtem Mafse vor.

Weit mehr Erfahrungen als über die Grenzen des Luftdrucks, bei dem lebendige Körper existieren können, haben wir über dieselben Werte für den Wasserdruck. Die interessanten Tiefseeforschungen der letzten Jahrzehnte haben gezeigt, dafs, gegenüber früheren Vorstellungen, selbst in den gröfsten Meerestiefen, wo ewiges Dunkel

[1]) pag. 300.

herrscht und ein Druck von mehreren hundert Atmosphären auf den Körpern lastet, noch lebendige Organismen ein weltvergessenes Dasein führen. Der Druck, unter dem diese Tiere leben, ist so grofs, dafs z. B. Fische bei der plötzlichen Druckerniedrigung, welche sie beim Heraufziehen erfahren, platzen. Sie kommen aufgebläht, mit abstehenden Schuppen und aus dem Maul herausgequollenen Eingeweiden an der Oberfläche an (Fig. 138), — eine Erscheinung, die übrigens schon an den Fischen, welche in den Tiefen des Bodensees leben, beobachtet wird.

Die eingehendsten und umfangreichsten Experimentaluntersuchungen über die Wirkungen sehr hohen Drucks hat Regnard[1]) angestellt. Er führte mit einem Apparat, der es gestattete, Druckwerte bis zu 1000 Atmosphären zu erzeugen, ganz systematische Versuchsreihen an den verschiedenartigsten Organismen durch und studierte mit sorgfältigen Methoden das Verhalten der Lebenserscheinungen unter diesen

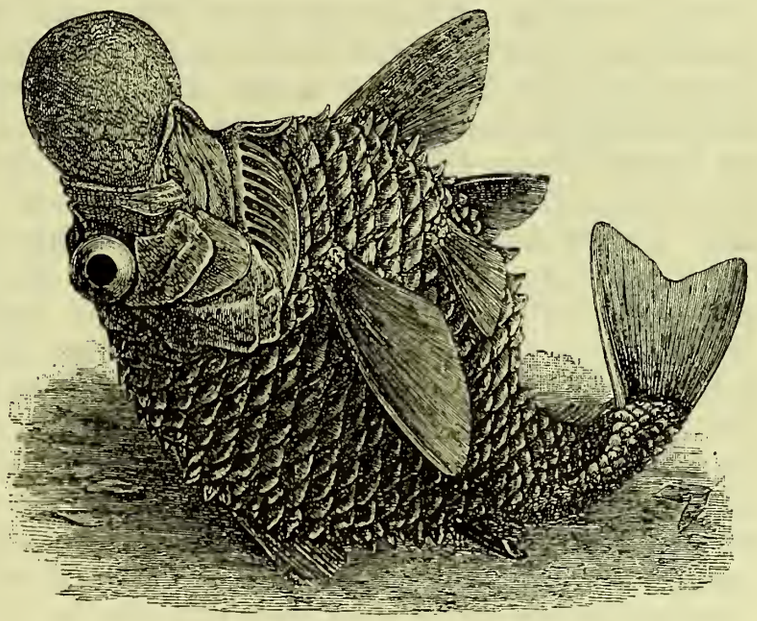


Fig. 138. Neoscopelus macrolepidotus, aus 1500 m Tiefe an die Oberfläche gebracht. Die Augen und die Eingeweide quellen hervor, und die Schuppen fallen durch die Ausdehnung der Haut vom Körper ab. Nach Keller.

Bedingungen. Bei diesen Versuchen stellte sich heraus, dafs z. B. Hefezellen unter einem Druck von mehr als 400 Atmosphären die Fähigkeit, Traubenzuckerlösungen zu vergären, einbüfsen und erst allmählich wieder erlangen einige Zeit, nachdem sie unter gewöhnlichen Druck zurückgebracht worden sind. Ähnlich verhalten sich die Erreger der Milchsäure- und der Buttersäuregärung sowie die Fäulnisbakterien. Harn, Eier, Fleisch, Blut etc., die mit Fäulniserregern infiziert sind, zeigen bei einem Druck von 700 Atmosphären selbst nach mehreren Wochen keine Fäulnis, wenn die bei gewöhnlichem Druck aufgestellten Kontrollpräparate längst in Verwesung übergegangen sind. Regnard ist daher geneigt, zu schliefsen, dafs in sehr grofsen Meerestiefen keine Fäulnisprozesse stattfinden. Dagegen bleiben gelöste Fermente, also Enzyme, in ihrer Wirksamkeit selbst von den höchsten Druckwerten unberührt. Bei den Wimperinfusorien, wie Colpoda, Paramaecium, Vorticella etc., führt ein Druck von 600 Atmosphären schon in 10 Minuten zu vollständigem Stillstand der Wimperbewegung. Unter

[1]) P. Regnard: „Recherches expérimentales sur les conditions physiques de la vie dans les eaux.“ Paris, Éd. Masson, 1891.

gewöhnlichen Druck zurückgebracht, nehmen die Infusorien erst nach 1 Stunde allmählich wieder ihre Wimpertätigkeit auf. Längerer Aufenthalt unter höherem Druck tötet die Infusorien. Bei gröfseren Organismen findet man ebenfalls unter hohem Druck einen Stillstand der Lebenserscheinungen. Dabei bemerkt man zugleich, dafs sie ihr Volumen ganz beträchtlich durch Wasseraufnahme in die Gewebezellen vergröfsern. Aktinien z. B. zeigen nach einem 1-stündigen Aufenthalt unter einem Druck von 1000 Atmosphären ihr Volumen und ihr Gewicht verdoppelt. Nach der Herausnahme nimmt das Volumen allmählich wieder ab, und in 5—6 Stunden beginnt das Leben wieder zu erwachen; ja, ihre Lebensfähigkeit ist selbst nach einem 15-tägigen Aufenthalt unter so enormem Druck noch nicht verloren gegangen. Bei Würmern, Mollusken, Krebsen erhielt Regnard analoge Resultate. Froschmuskeln zeigen nach einem Aufenthalt von 10 Minuten unter einem Druck von 600 Atmosphären zugleich mit einer Volumen- und Gewichtsvergröfserung durch Wasseraufnahme ebenfalls völlige Unerregbarkeit. Sie sind starr und steif geworden. Ihre Erregbarkeit erlischt bei einer allmählichen Steigerung des Druckes bereits bei 400 Atmosphären für die stärksten galvanischen Reizungen. Eine histologische Untersuchung der verschiedenen Gewebe von Fröschen, die unter hohem Druck waren, zeigt, dafs das Protoplasma der Zellen überall durch Wasseraufnahme gequollen, ja in manchen Zellen, wie z. B. den Schleimzellen, völlig zerflossen ist. Bei Leuchttieren erlischt das Leuchten unter hohem Druck. Es ist nicht möglich, alle die interessanten Einzelheiten, die Regnard und seine Mitarbeiter feststellten, hier zu verzeichnen. Aus allen diesen Versuchen ergibt sich aber das eine, dafs bei genügend hohem Druck die Lebenserscheinungen bei allen bisher untersuchten Organismen erlöschen, und dafs sie nur nach kurzem Aufenthalt unter hohem Druck durch Zurückführung unter gewöhnliche Verhältnisse wieder in Gang gebracht werden können. Langer Aufenthalt unter sehr hohem Druck scheint stets zum Tode zu führen. Ob es sich bei dem Erlöschen der Lebenserscheinungen unter hohem Druck aber um einen absoluten Stillstand handelt oder nur um den Ausfall gewisser Prozesse resp. um eine vita minima, mufs hier ebenso wie für die Kälte zunächst als unentschieden betrachtet werden.

Die Verminderung des Wasserdrucks um den Druck der auf dem Wasser lastenden Atmosphäre mittels der Luftpumpe scheint auf alle im Wasser lebenden Organismen an sich ohne Einflufs zu sein. Indessen ist eine weitgehende und andauernde Verminderung des Wasserdrucks nicht möglich, ohne den Gasgehalt des Wassers zu verändern. An dieser Stelle geht daher die Frage nach dem Minimum des Wasserdrucks in die Frage nach dem Minimum des Partiardrucks der darin enthaltenen Gase, vor allem des Sauerstoffs, über und knüpft an die Frage nach der Bedeutung des Sauerstoffs als allgemeiner Lebensbedingung an.

B. Die allgemeinen inneren Lebensbedingungen.

Mit der Erfüllung der bisher besprochenen Bedingungen der Stoffzufuhr, bestimmter Temperaturgrade und eines gewissen Drucks ist die Reihe der allgemeinen Lebensbedingungen, welche im Medium ge-

geben sein müssen, erschöpft. Andere Bedingungen, wie z. B. das Licht, die ebenfalls noch äufsere Lebensbedingungen sind, stellen keine allgemeinen Lebensbedingungen vor, sondern gelten nur für spezielle Organismen oder Organismengruppen.

Allein, zu den allgemeinen äufseren Lebensbedingungen gesellen sich noch andere, die auch erfüllt sein müssen, damit Leben bestehen kann, die aber im Organismus selbst liegen. Das sind die allgemeinen inneren Lebensbedingungen.

Die selbstverständliche Hauptbedingung für die Existenz des Lebens bei Erfüllung aller äufseren Lebensbedingungen ist die Anwesenheit lebensfähiger Substanz, an der die Lebenserscheinungen sich abspielen können. Wenn wir uns daher ein winziges Tröpfchen lebendiger Substanz denken in einem Medium, in dem die äufseren Lebensbedingungen sämtlich erfüllt sind, so müfsten wir annehmen, dafs es dann am Leben bliebe, solange nicht von aufsen störende Momente hinzutreten. Aber dem widerspricht die Erfahrung durch das Experiment.

Wir können leicht eine kleine Menge lebendiger Substanz gewinnen, indem wir von einer lebendigen Zelle, etwa von einer Amöbe, unter dem Mikroskop mit einer feinen Lanzette ein winziges Stückchen des hyalinen Protoplasmas abschneiden. Das abgeschnittene Stückchen ist lebendig; das erkennen wir daran, dafs es auch nach der Operation noch ebensolche Bewegungen ausführt wie die ganze Amöbe. Die äufseren Lebensbedingungen ferner sind sämtlich erfüllt, denn es befindet sich in demselben Medium und unter denselben äufseren Verhältnissen wie die ganze Amöbe. Und dennoch dauert es nur kurze Zeit, dann ist das abgeschnittene Protoplasmatröpfchen tot und kann durch nichts mehr zum Leben zurückgeführt werden. Denselben Erfolg hat unfehlbar jedes gleiche Experiment an irgend einer anderen Zelle. Hier haben wir also eine gewisse Menge lebendiger Substanz in einem Medium, in dem alle äufseren Lebensbedingungen erfüllt sind, und dennoch kann die Masse nicht dauernd am Leben bleiben. Es fehlt uns also noch ein Moment in der vollständigen Bestimmung aller allgemeinen Lebensbedingungen.

Unser Versuch zeigt uns dieses Moment: es ist der natürliche Zusammenhang und die Wechselwirkung der wesentlichen Teile eines Organismus, denn es existiert jetzt auf der ganzen Erde keine lebendige Substanz, die in allen ihren Punkten gleichartig wäre.

Das gilt vom Zellenstaat in gleicher Weise wie von der einzelnen Zelle. Zwar könnte man einwenden, dafs man in vielen Fällen Teile, ja ganze Organe von einem Organismus abtrennen kann, ohne seine Existenz zu gefährden. Das ist richtig; aber in allen diesen Fällen handelt es sich immer nur um Teile, welche nicht unbedingt zur Erhaltung des Individuums notwendig sind, sei es, weil sie in der Mehrzahl vorhanden sind und in ihrer Rolle durch andere vertreten werden können, sei es, weil sie mit den anderen Teilen nicht in engerer Wechselwirkung stehen und daher auch abgetrennt noch vollkommene Individuen vorstellen. Ein Polyp kann in zwei Teile geschnitten werden, die beide weiterleben, und von einem Polypenstock kann ein einzelner Polyp losgetrennt werden, ohne zu Grunde zu gehen. In unserem Experiment an der Amöbe bleibt der kernhaltige Zellkörper auch nach Abtrennung eines Stückes Proto-

plasma noch am Leben, weil er noch eine gröfsere Menge von ebensolchen Protoplasmateilchen besitzt. Dagegen geht das abgeschnittene Stück Protoplasma zu Grunde, weil der Zusammenhang und die Wechselwirkung mit der Substanz des Zellkerns aufgehoben ist.

Wir kennen die lebendige Substanz, welche jetzt auf der Erdoberfläche existiert, nur in Form von Zellen, mögen die Zellen einzeln leben oder zu Zellenstaaten verbunden sein. Die Zelle aber enthält als ihre wesentlichen Bestandteile zwei verschiedene Substanzen, das Protoplasma und den Zellkern[1]). Wo noch ein wenig Protoplasma und ein wenig Kernsubstanz vereint existiert, da haben wir noch eine Zelle, und nur diese ist, wenn ihre äufseren Lebensbedingungen erfüllt sind, lebensfähig. Wir können daher auch eine grofse Zelle in viele lebensfähige Stücke teilen, solange wir nur darauf achten, dafs jedes Stück etwas Protoplasma und ein wenig Kernsubstanz mitbekommt, und dafs das Mifsverhältnis zwischen beiden Massen eine

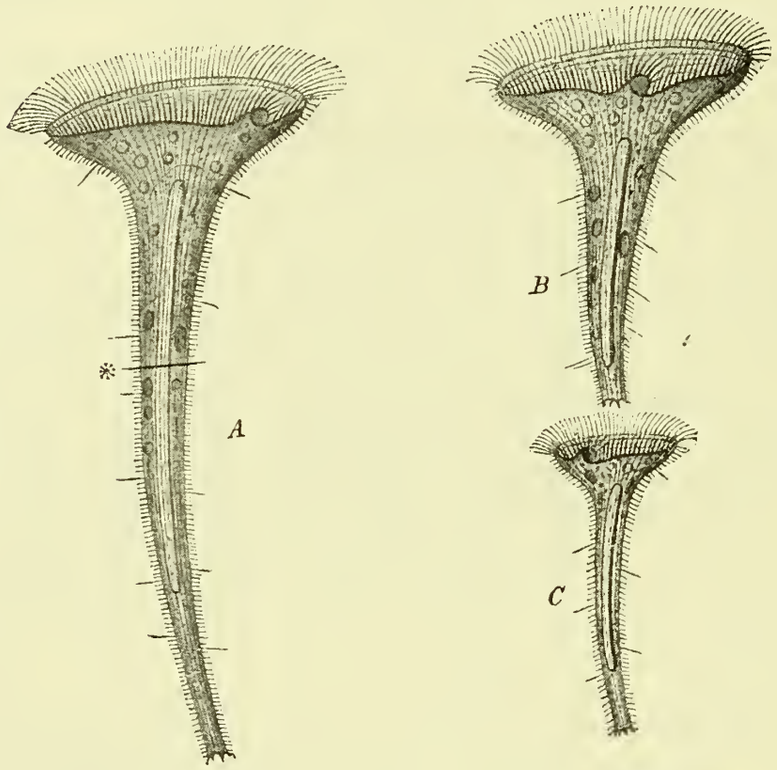


Fig. 139.
Stentor Roeselii, eine Wimperinfusorienzelle. Die helle, langgestreckte, stabförmige Masse im Innern ist der Kern. *A* bei * in zwei kernhaltige Stücke zerschnitten; *B* und *C*, die kernhaltigen Stücke, haben sich wieder zu ganzen Stentoren regeneriert und leben weiter.

bestimmte Gröfse nicht übersteigt[2]). Das Experiment ist bei einiger Geschicklichkeit an grofsen einzelligen Organismen gar nicht so schwer auszuführen (Fig. 139). Wird aber eine Zelle so geteilt, dafs der Kern vom Protoplasma getrennt wird, so gehen beide Teile unfehlbar zu Grunde.

Da die Zelle also der allgemeine Elementarbestandteil aller Organismen, das Individuum niedrigster Ordnung ist, so können wir als ganz allgemeine innere Lebensbedingung die Forderung des Zusammenhanges von Kern und Protoplasma in der Zelle aufstellen. Nur wo Kern und Protoplasma vereint sind, da kann Leben auf die Dauer existieren.

* * *

[1]) Vergl. pag. 77 u. ff.

[2]) Frank Lillie: „On the smallest part of Stentor capable of Regeneration. A Contribution on the limits of Divisibility of Living Matter.“ In Journ. of Morphol. Vol. 12. 1896.

Eine Erscheinung in der leblosen Natur tritt ein, wenn einerseits ein materielles Substrat vorhanden ist, an dem sie sich abspielen kann, und wenn anderseits gewisse äufsere Bedingungen erfüllt sind. Dasselbe gilt von den Lebenserscheinungen. Die Lebenserscheinungen treten mit mechanischer Notwendigkeit auf, wenn lebensfähige Substanz vorhanden ist, und wenn die äufseren allgemeinen und speziellen Lebensbedingungen erfüllt sind. Die Lebenserscheinungen sind also mit anderen Worten Ausdruck der Wechselbeziehungen zwischen lebendiger Substanz und umgebendem Medium, oder, wie Claude Bernard[1]) sagt: „les manifestations vitales résultent d'un conflit entre deux facteurs: la substance organisée vivante et le milieu."

Bei diesen engen Wechselbeziehungen zwischen den beiden Faktoren, zwischen lebendiger Substanz und umgebendem Medium, drängt sich die Frage auf: Wie war es um das Leben bestellt zu einer Zeit, wo noch ganz andere Bedingungen auf unserem Weltkörper herrschten als jetzt? Konnte schon früher Leben bestehen? wann konnte es entstehen? und wie entstand es?

II. Die Herkunft des Lebens auf der Erde.

Es gab eine Zeit, wo unser Erdball ein feuriger Körper war, seiner Mutter gleich, der Sonne, die jetzt noch unsere Tage mit den Strahlen ihrer glühenden Masse erwärmt und erhellt. Die härtesten Gesteine, die festesten Metalle, die heute die erstarrte Rinde unseres Erdkörpers zusammensetzen, befanden sich damals in einem feurig-flüssigen Zustande, und eine Atmosphäre von glühenden Gasen umgab den flüssigen Kern. Nach Tausenden von Graden mafs die Temperatur in diesem glühenden Gemisch, in dem es in gewaltiger Bewegung durcheinanderwogte und wirbelte.

Die Vorstellung, dafs unser Erdball einst einen solchen Zustand in seiner Entwicklung durchlaufen hat, ist jetzt ein unbestrittenes Allgemeingut aller einzelnen Zweige der Naturwissenschaften. Astronomie und Physik, Geologie und Entwicklungsgeschichte, Mineralogie und Chemie, alle treffen in diesem Punkte zusammen. In der Tat hat uns die moderne Forschung mit Hilfe des Fernrohrs und des Spektralapparates direkt vor Augen geführt, dafs noch jetzt im Weltall überall sich derselbe Entwicklungsprozefs wiederholt, den unser Erdball einst durchgemacht hat, dafs wir noch jetzt überall im Weltenraum an anderen Weltkörpern die analogen Zustände zu jedem einzelnen Entwicklungsstadium der Erde finden, vom gasförmigen Nebelfleck an durch die feurig-flüssige Kugel bis zur festen, in eisiger Kälte erstarrten Masse, dem Schicksal, das auch unserer Erde einst bevorsteht, und das uns unser treuer Gefährte, der Mond, täglich vor Augen hält.

Die Tatsache, dafs unsere Erde sich einst in einem Zustande befand, in dem ihre Temperatur eine ungeheure war, in dem kein Tropfen Wasser existierte, kurz, in dem von den Lebensbedingungen, die wir heute als unerläfslich für die Existenz der Organismen kennen,

---

[1]) Claude Bernard: „Leçons sur les phénomènes de la vie communs aux animaux et aux végétaux." Tome 2. Paris 1879.

keine Rede sein konnte, diese Tatsache wird immer ein wichtiges Moment sein, mit dem alle Spekulationen über die Herkunft des Lebens auf der Erde zu rechnen haben. Betrachten wir hiernach die verschiedenen Ansichten, welche auf wissenschaftlicher Grundlage über die Herkunft des Lebens auf der Erde von verschiedenen Forschern geäufsert worden sind, um uns danach selbst, wenn auch nur in allgemeinen Zügen, eine Vorstellung bilden zu können.

A. Die Theorien über die Herkunft des Lebens auf der Erde.

1. Die Lehre von der Urzeugung.

Der Inhalt der modernen Urzeugungslehre (Lehre von der Archigonie, Abiogenesis, Generatio spontanea oder aequivoca etc.) in seiner allgemeinen Form gipfelt in folgender Schlufsfolgerung. Da es eine Zeit in der Entwicklung unseres Erdkörpers gab, wo die Existenz der lebendigen Substanz, die jetzt die erkaltete Erdoberfläche bewohnt, schlechterdings unmöglich war, so mufs die lebendige Substanz zu irgend einem späteren Zeitpunkt der Erdentwicklung einmal aus lebloser Substanz entstanden sein.

Es entsteht aber danach die Frage, wie die ersten Organismen beschaffen waren, und unter welchen Bedingungen sie entstanden.

Dem Altertum, ja selbst einem Geiste von so umfassender Naturkenntnis wie Aristoteles machte die Vorstellung, dafs selbst Tiere, wie Würmer, Insekten, sogar Fische aus Schlamm entstehen könnten, keine besonderen Schwierigkeiten. Erst in verhältnismäfsig später Zeit, besonders im Anschlufs an die Untersuchungen von Redi und Swammerdamm über die Entwicklung der Insekten, liefs man diese rohen Urzeugungsideen als unvereinbar mit den festesten naturwissenschaftlichen Erfahrungen fallen.

Einen neuen Anhaltspunkt gewann die Lehre von der Urzeugung aber wieder, als die Erfindung des Mikroskops zur Entdeckung einer bis dahin völlig unbekannten, überaus formenreichen Welt führte, als man fand, dafs in jedem Aufgufs von Wasser auf eine tote organische Substanz nach kurzer Zeit eine Fülle von kleinen lebendigen Wesen sich entwickelte, die wir noch jetzt deshalb als Aufgufstierchen oder Infusorien bezeichnen. In den Infusorien glaubte man mit Sicherheit Organismen gefunden zu haben, die durch Urzeugung aus den toten Stoffen des Aufgusses sich bildeten. Das mufste um so mehr Wahrscheinlichkeit für sich haben, als die Infusorien gleichzeitig die niedrigsten und einfachsten Wesen waren, die man überhaupt bis dahin kannte. Allein, auch in diesem Falle stellte sich heraus, dafs die Organismen nicht durch Urzeugung erst entständen, sondern sich entwickelten aus Keimen, die schon vorher in den Stoffen enthalten waren oder durch die Luft in die Gefäfse gelangten. Milne Edwards, Schwann, Max Schultze, Helmholtz u. a. zeigten nämlich, dafs, wenn man die Substanzen durch Kochen vorher keimfrei gemacht hatte, und wenn man verhinderte, dafs durch die Luft Keime in den Aufgufs gelangen konnten, dafs dann die Entwicklung von Infusorien stets unterblieb, man mochte den Aufgufs stehen lassen, solange man wollte; ja, G. Meissner wies sogar nach, dafs die verschiedensten tierischen Säfte, auch ohne künstlich vorher sterilisiert zu sein, wenn sie nur ohne Infektion direkt aus dem Tierkörper in sterilisierte Ge-

fäfse gebracht werden, selbst bei Zutritt von Luft, aber Abschlufs der in der Luft enthaltenen Keime vollständig steril bleiben[1]).

Als schliefslich in neuerer Zeit die kleinsten aller Mikroorganismen, die Bakterien, die Aufmerksamkeit der wissenschaftlichen Welt in hohem Mafse auf sich zu lenken begannen, als man mit unseren verfeinerten Forschungsmethoden fand, dafs diese winzigen Wesen oder ihre Keime überall in der Luft, in der Erde, im Wasser vorhanden sind, da bemächtigte sich die Urzeugungslehre auch dieser Organismen und liefs sie als die niedrigsten noch heute fortwährend aus leblosem Material entstehen. Aber auch hier hat die moderne Bakteriologie mit den bewunderungswürdig feinen Methoden, die sie ihren Begründern, vor allem Pasteur und Robert Koch, verdankt, die Urzeugungslehre zurückgewiesen, indem sie zeigte, dafs unter Abschlufs aller Keime, die von aufsen auf das Präparat gelangen könnten, selbst der fruchtbarste Nährboden, der alle Stoffe für die Ernährung der Bakterien in günstigster Mischung enthält, bakterienfrei bleibt, dafs sich dagegen eine ganze Welt der verschiedensten Bakterienformen auf ihm entwickelt, sobald man ihn nur kurze Zeit offen an der Luft stehen läfst.

Mit diesem fortlaufenden Streit um die Urzeugungslehre Hand in Hand gingen die bis in die neueste Zeit reichenden Versuche, lebendige Organismen künstlich im Laboratorium herzustellen. In unserer Zeit sind diese Bemühungen besonders mit dem Namen Pouchets verknüpft, welcher der letzte energische Vertreter der Ansicht war, dafs es möglich sei, einzellige Organismen, wie Bakterienformen, Hefepilze und ähnliche Mikroben, aus leblosen Substanzen künstlich zu erzeugen, indem man nur die notwendigen Bestandteile vermischt und unter günstige äufsere Bedingungen bringt. Aber selbst wenn diese Versuche einmal zu positiven Resultaten geführt zu haben schienen, immer kamen wieder die Bakteriologen mit ihren kritischen Methoden und zeigten, dafs es sich um die Entwicklung von Keimen handelte, die von aufsen dazu gekommen waren oder sich schon vorher in den Versuchsgefäfsen befunden hatten. Diese Bemühungen, aus toten Stoffen künstlich lebendige Mikroben zu erzeugen, sind im Grunde genommen nichts anderes als das Unternehmen des Famulus Wagner, den Menschen selbst in der Retorte aus chemischen Gemischen zusammenzusetzen. Wie kann man hoffen, auch nur den einfachsten Organismus chemisch herzustellen, wenn uns die chemische Zusammensetzung der wichtigsten Stoffe, aus denen alle lebendige Substanz besteht, die Zusammensetzung der lebenswichtigsten Eiweifsverbindungen zur Zeit noch völlig unbekannt ist!

Das Verdienst, den gesunden Kern aus der absurden Hülle der früheren Urzeugungsideen herausgeschält und in einen rein wissenschaftlichen Boden verpflanzt zu haben, gebührt Haeckel. Für ihn ist die Frage, ob jetzt noch lebendige Substanz durch Urzeugung irgendwo entsteht oder nicht, indifferent[2]). Heute, mehr als 30 Jahre später, nachdem die Kenntnis der niedrigsten Organismen und ihrer Fortpflanzung eine so enorme Entwicklung durchgemacht hat, ist die

---

[1]) Die aus den siebziger Jahren des vorigen Jahrhunderts stammenden Präparate befinden sich noch heute ohne Fäulniserscheinungen im Göttinger physiologischen Institut.

[2]) Ernst Haeckel: „Generelle Morphologie der Organismen." Bd. 1. Berlin 1866.

gröfste Mehrzahl der Forscher geneigt, diese Frage in negativem Sinne zu beantworten. Dagegen hat Haeckel als der erste in voller Schärfe den Schlufs gezogen, dafs die lebendige Substanz zu irgend einem Zeitpunkt der Erdentwicklung einmal aus leblosen Substanzen entstanden sein **mufs,** weil es eine Zeit gab, wo die Erde sich in einem Zustande befand, der jedes organische Leben ausschlofs. Dieser Zeitpunkt kann nach Haeckel nicht früher datiert werden als zu einer Zeit, wo sich der in der Atmosphäre ringsum suspendierte Wasserdampf in tropfbar-flüssiger Form niedergeschlagen hatte. Worauf Haeckel ferner den gröfsten Wert legt, ist, dafs die durch Urzeugung entstandenen Organismen noch keine Zellen, sondern die niedrigsten und einfachsten Organismen gewesen sein müssen, die wir uns vorstellen können, „vollkommen homogene, strukturlose, formlose Eiweifsklumpen". Diese lebendigen Klümpchen kann man sich etwa entstanden denken aus der Wechselwirkung der im Urmeere gelösten Substanzen. Eine eingehende Erörterung aber über das „Wie" der Entstehung weist Haeckel ausdrücklich zurück: „Jede irgendwie ins einzelne eingehende Darstellung der Autogonie ist vorläufig schon deshalb unstatthaft, weil wir uns durchaus keine irgendwie befriedigende Vorstellung von dem ganz eigentümlichen Zustande machen können, den unsere Erdoberfläche zur Zeit der ersten Entstehung der Organismen darbot". Von den überaus einfachen und niedrigen, durch Urzeugung entstandenen Organismen, die Haeckel eben ihrer Einfachheit wegen als „Moneren" bezeichnet, stammen dann durch lückenlose Deszendenz die Zellen und sämtliche Organismenformen ab, die heute noch die Erdoberfläche bevölkern.

Das ist im wesentlichen die Urzeugungslehre in ihrer heutigen Form. Aber so einfach und einleuchtend ihre Schlufsfolgerung auch ist, so hat sie doch von mehreren Seiten Widerspruch erfahren und zur Aufstellung anderer Theorien über die Herkunft des Lebens auf der Erde Veranlassung gegeben.

2. Die Theorie von den Kosmozoën.

Die Theorie von den im Weltenraume umhertreibenden lebensfähigen Keimen niedriger Organismen, oder, wie Preyer sie kurz genannt hat, von den „Kosmozoën", war die erste, welche sich in neuerer Zeit zur Urzeugungslehre in einen Gegensatz stellte. Ihr Begründer war H. E. Richter[1]). Ausgehend von der Vorstellung, dafs sich überall im Weltenraum kleine Partikel fester Substanz umhertreiben, die bei dem raschen Dahinfliegen der Weltkörper von diesen fortwährend abgestreift werden, nimmt Richter an, dafs gleichzeitig mit diesen festen Teilchen und an ihnen haftend auch dauernd lebensfähige Keime von Mikroorganismen von solchen Weltkörpern, die bewohnt sind, abgeschleudert werden und auf andere Weltkörper gelangen. Kommen solche Keime auf Weltkörper, deren Entwicklungszustand gerade günstige Lebensbedingungen, besonders mäfsige Wärme

---

[1]) H. E. Richter: „Zur Darwinschen Lehre." In Schmidts Jahrb. d. ges. Med. 126, 1865, und 148, 1870. — Derselbe: „Die neueren Kenntnisse von den krankmachenden Schmarotzerpilzen." In Schmidts Jahrb. d. ges. Med. 151, 1871.

und Feuchtigkeit, aufweist, so beginnen sie hier sich zu entwickeln und werden Ausgangspunkt für eine reiche Organismenwelt. Irgendwo im Weltenraume, meint Richter, hat es immer Weltkörper gegeben, auf denen Leben existierte, und zwar in Form von Zellen. Die Existenz von lebenden Zellen in der Welt ist eine ewige. „Omne vivum ab aeternitate e cellula“ sagt Richter, indem er den alten Harveyschen Satz nach Virchows Vorgange in neuer Weise modifiziert. Das organische Leben ist also niemals entstanden, sondern nur immer von einem Weltkörper auf den anderen übertragen worden. Das Problem von der Herkunft des Lebens auf der Erde heifst daher nach Richter gar nicht: wie ist das Leben auf der Erde entstanden? sondern: wie ist es von anderen Weltkörpern auf die Erde gelangt? Und diese Frage beantwortet er durch die Theorie von den Kosmozoën.

Für die Möglichkeit, dafs lebensfähige Keime vom Weltenraum her durch die Atmosphäre auf die Erdoberfläche gelangen, ohne dabei durch die infolge der enormen Reibung entstehende Glühhitze zu Grunde zu gehen, glaubt Richter eine Stütze zu finden in der Beobachtung, dafs in manchen Meteorsteinen Spuren von Kohle, ja, sogar Humus und petroleumartige Stoffe vorkommen sollen. Wenn diese, ohne zu verbrennen, auf unsere Erde gelangen könnten, dann wäre es in der Tat möglich, dafs auch lebensfähige Keime die Atmosphäre passieren, ohne ihre Lebensfähigkeit einzubüfsen.

Dafs organische Keime eine längere Reise durch den Weltraum von einem Himmelskörper auf den anderen ohne Wasser und ohne Nahrung vertragen können, dürfen wir in keinem Falle bezweifeln, kennen wir doch in den scheintoten Organismen, wie sie ja auch die Sporen von Mikroorganismen vorstellen, in der Tat lebensfähige Substanz, die sehr lange Zeit ohne Wasser und ohne Nahrung in ihrem scheintoten Zustande verharren kann, um erst wieder zu neuem Leben zu erwachen, sobald sie unter die erforderlichen Lebensbedingungen gerät.

Unabhängig von Richter haben Helmholtz und William Thomson einige Jahre später die Frage erörtert, ob das Leben nicht etwa von anderen Himmelskörpern auf unsere Erde übertragen worden sei, und beide haben diese Ansicht als nicht unwissenschaftlich bezeichnet. Helmholtz[1]) sagt: „Die Meteorsteine enthalten zuweilen Kohlenwasserstoffverbindungen; das eigene Licht der Kometenköpfe zeigt ein Spektrum, welches dem des elektrischen Glimmlichtes in kohlenwasserstoffhaltigen Gasen am ähnlichsten ist. Kohlenstoff aber ist das für die organischen Verbindungen, aus denen die lebenden Körper aufgebaut sind, charakteristische Element. Wer weifs zu sagen, ob diese Körper, die überall den Weltraum durchschwärmen, nicht auch Keime des Lebens ausstreuen, so oft irgendwo ein neuer Weltkörper fähig geworden ist, organischen Geschöpfen eine Wohnstätte zu gewähren! Und dieses Leben würden wir sogar vielleicht dem unseren im Keime verwandt halten dürfen, in so abweichenden Formen es sich auch den Zuständen seiner neuen Wohnstätte anpassen möchte.“ Dafs Meteorite Träger solcher Keime sein können, hält Helmholtz für durchaus möglich, da grofse Meteorsteine nur an

[1]) Helmholtz: „Über die Entstehung des Planetensystems.“ In Vorträge und Reden Bd. 2. Braunschweig 1884.

ihrer Oberfläche stark erhitzt werden, indem sie die Atmosphäre der Erde passieren, während sie in ihrem Innern kühl bleiben. Helmholtz sagt ferner über die Kosmozoën-Theorie: „Ich kann nicht dagegen rechten, wenn jemand diese Hypothese für unwahrscheinlich im höchsten oder allerhöchsten Grade halten will. Aber es erscheint mir ein vollkommen richtiges wissenschaftliches Verfahren zu sein, wenn alle unsere Bemühungen scheitern, Organismen aus lebloser Substanz sich erzeugen zu lassen, dafs wir fragen, ob überhaupt das Leben je entstanden, ob es nicht eben so alt wie die Materie sei, und ob nicht seine Keime, von einem Weltkörper zum anderen herübergetragen, sich entwickelt hätten, wo sie günstigen Boden gefunden.“ „Die richtige Alternative ist offenbar: Organisches Leben hat entweder zu irgend einer Zeit angefangen zu bestehen, oder es besteht von Ewigkeit.“

3. Preyers Theorie von der Kontinuität des Lebens.

Durch Überlegungen anderer Art ist Preyer[1]) zu einer Theorie über die Abstammung des Lebens gelangt, die sich sowohl zu der Urzeugungslehre als zu der Kosmozoëntheorie in Gegensatz stellt.

Preyer kann sich zur Annahme der Urzeugungstheorie nicht entschliefsen auf Grund folgender Betrachtung. Wenn man annimmt, dafs zu irgend einer Zeit der Erdentwicklung einmal lebendige Substanz aus lebloser durch Urzeugung entstanden sei, dann müfste man fordern, dafs das auch heutzutage noch möglich sei. Das hat aber das Fehlschlagen der unzähligen Menge darauf gerichteter Versuche im höchsten Grade unwahrscheinlich gemacht. Nimmt die Urzeugungslehre dagegen an, dafs die Urzeugung nur einmal in grauer Vergangenheit möglich war, aber jetzt nicht mehr vorkommt, so ist das ebenso unwahrscheinlich, „denn dieselben Bedingungen, welche zur Erhaltung des Lebens erforderlich und jetzt verwirklicht sind, mufsten notwendig auch bei der supponierten Entstehung des Lebendigen aus anorganischen Körpern verwirklicht sein, sonst hätte das Produkt der Urzeugung nicht am Leben bleiben können“. Man begriffe also nicht recht, was jetzt fehlen sollte, wenn doch die Urzeugung in unserer Zeit nicht mehr möglich ist.

Die Kosmozoëntheorie kann Preyer ebensowenig anzunehmen sich entschliefsen, weil er darin nicht eine Lösung, sondern nur eine Vertagung des Problems sieht, d. h. eine Verschiebung von unserer Erde auf irgend einen anderen Weltkörper, bei der aber das Problem immer noch bestehen bleibt.

Von der durch induktive Erfahrung gewonnenen Tatsache ausgehend, dafs alle Organismen stets von anderen Organismen abstammen, die ihnen ähnlich waren, dafs bis jetzt niemals durch Beobachtung die elternlose Entstehung eines Organismus festgestellt werden konnte, wirft Preyer daher die Frage auf, ob nicht etwa das Problem der Urzeugung auf einer falschen Fragestellung beruhe, wenn es verlangt, dafs die lebendige Substanz einst aus lebloser entstanden sein soll; ob nicht vielmehr umgekehrt die Frage lauten

[1]) W. Preyer: „Die Hypothesen über den Ursprung des Lebens.“ In Naturwissenschaftliche Tatsachen und Probleme. Berlin 1880.

mufs: ist vielleicht die leblose Substanz aus der lebendigen hervorgegangen? Alle Organismen stammen immer nur wieder von anderen lebendigen Organismen ab; die anorganische, leblose Substanz dagegen sehen wir noch heute fortwährend nicht blofs von anderer lebloser Substanz, sondern auch von lebendigen Organismen abstammen, von denen sie als tote Masse ausgeschieden wird, oder von denen sie nach dem Tode übrig bleibt. Preyer stellt daher der Urzeugungslehre die Theorie gegenüber, dafs das Primäre die lebendige Substanz sei, und dafs die leblose Substanz aus der lebendigen Substanz erst sekundär durch Ausscheidung hervorgegangen sei[1]). Er fordert dazu, dafs die Kontinuität in der Abstammung der lebendigen Substanz niemals unterbrochen worden sei. „Wer die Reihe der aufeinanderfolgenden Generationen der Organismen durch die Setzung einer Generation ohne vorhergegangene Eltern unterbricht, wer also die Kontinuität des Lebens leugnet, macht sich der Willkür schuldig.“ „Omne vivum e vivo.“ Dieser Satz hat niemals eine einzige Ausnahme erlitten.

Sehr interessant sind die Konsequenzen, die sich aus dieser Auffassung ergeben. Wenn das Leben auf der Erde niemals aus leblosen Stoffen entstanden ist, sondern immer wieder von lebendigen Substanzen abstammte, so mufs auch schon Leben existiert haben, als die Erde noch ein glühender Körper war. Diesen Schlufs zieht Preyer in der Tat. Er mufs deshalb den Lebensbegriff bedeutend weiter fassen, als es gewöhnlich geschieht, und nicht blofs die heutige lebendige Substanz als lebendig betrachten, sondern auch glühendflüssige Massen, wie sie zu jener Zeit allein existierten, denn von protoplasmatischen Organismen, wie sie heute leben, konnte zu jener Zeit noch keine Rede sein. „Wenn man sich aber losmacht,“ sagt Preyer, „von dem ganz und gar willkürlichen und faktisch durch nichts wahrscheinlich gemachten Gedanken, als ob nur Protoplasma von der Beschaffenheit des Gegenwärtigen leben könnte, und von dem alten, durch nichts als Bequemlichkeit im Denken genährten Vorurteil, als wenn zuerst nur Anorganisches existiert hätte, dann wird man den einen grofsen Schritt weiter nicht scheuen, auch die einstmalige Urzeugung fallen zu lassen und die Anfangslosigkeit der Lebensbewegung anzuerkennen. Omne vivum e vivo!“

Auf Grund dieser Betrachtung entwirft Preyer etwa folgendes Bild von der Abstammung des Lebens auf der Erde. Ursprünglich war die ganze feurig-flüssige Masse des Erdkörpers ein einziger riesiger Organismus. Die mächtige Bewegung, in der sich seine Substanz befand, war sein Leben. Als aber der Erdkörper anfing, sich abzukühlen, da schieden sich die Stoffe, welche bei jener Temperatur nicht mehr in flüssiger Form verharren konnten, wie etwa die schweren Metalle, als feste Massen aus und bildeten, da sie nicht mehr an der Lebensbewegung des Ganzen teilnahmen, die tote, anorganische Substanz. So entstanden die ersten anorganischen Massen. Dieser Prozefs schritt fort. Zunächst waren es immer noch feurig-flüssige Massen, welche das Leben des Erdkörpers gegenüber der anorganischen Masse repräsentierten. „Dann erst, als auch diese Kombinationen im Laufe der Zeit an der Oberfläche der Erdkugel erstarrten, d. h. starben und ausstarben, kamen Verbindungen der bis dahin noch gasig und tropfbar-

[1]) Vergl. pag. 129.

flüssig gebliebenen Elemente zu stande, die nun nach und nach dem Protoplasma, der Basis des Lebendigen unserer Tage, immer ähnlicher wurden. Immer kompliziertere Verbindungen, chemische Substitutionen, immer dichtere Körper, immer mehr verwickelte, ineinandergreifende Bewegungen sich näher aneinanderlagernder Teile mufsten mit der Temperaturabnahme und Verminderung der Dissoziationen eintreten, und hierbei erst konnten die durch die fortschreitende Differenzierung möglichen, sich gleichenden Anfangsformen des Pflanzen- und Tierreiches von Dauer sein."

„Wir sagen also nicht, dafs das Protoplasma als solches von Anfang der Erdbildung an war, auch nicht, dafs es als solches anfangslos anderswoher von aufsen aus dem Weltraum auf die abgekühlte Erde einwanderte, noch weniger, dafs es sich aus anorganischen Körpern auf dem Planeten ohne Leben zusammengesetzt habe, wie es der Urzeugungsglaube will, sondern wir behaupten, dafs die anfangslose Bewegung im Weltall Leben ist, dafs das Protoplasma notwendig übrig bleiben mufste, nachdem durch die intensivere Lebenstätigkeit des glühenden Planeten an seiner sich abkühlenden Oberfläche die jetzt als anorganisch bezeichneten Körper ausgeschieden worden waren, ohne dafs sie wegen fortschreitender Temperaturabnahme der Erdhülle in die nach und nach auch an Masse abnehmenden heifsen Flüssigkeiten wieder eintreten konnten. Die schweren Metalle, einst auch organische Elemente, schmolzen nicht mehr, gingen nicht wieder in den Kreislauf zurück, der sie ausgeschieden hatte. Sie sind die Zeichen der Totenstarre vorzeitiger gigantischer glühender Organismen, deren Atem vielleicht leuchtender Eisendampf, deren Blut flüssiges Metall und deren Nahrung vielleicht Meteoriten waren."

4. Pflügers Vorstellung.

In einer der gedankenreichsten Arbeiten[1]) der physiologischen Literatur hat Pflüger sehr eingehend die Frage nach der Herkunft des Lebens auf der Erde erörtert, wobei er ebenfalls die Ansicht der Urzeugungslehre vertritt, dafs die lebendige Substanz auf der Erde selbst aus leblosen Substanzen entstanden sei. Was aber die Pflügerschen Ideen besonders auszeichnet, das ist, dafs sie das Problem speziell mit Rücksicht auf chemische Verhältnisse erörtern und etwas tiefer in seine Einzelheiten verfolgen.

Den Angelpunkt von Pflügers Untersuchung bilden die chemischen Eigenschaften des Eiweifses als desjenigen Körpers, mit dem das Wesen alles Lebens untrennbar verbunden ist. Es existiert ein fundamentaler Unterschied zwischen dem toten Eiweifs, wie wir es etwa im Eiereiweifs haben, und dem „lebendigen Eiweifs", wie es die lebendige Substanz aufbaut, das ist die Selbstzersetzung des letzteren. Alle lebendige Substanz zersetzt sich dauernd in geringerem Mafse von selbst und in gröfserem Umfange auf äufsere Einwirkungen hin, während das tote Eiweifs unter günstigen Bedingungen unbegrenzte Zeit unzersetzt bleibt. Was die allgemeine Zersetzbarkeit des lebendigen Eiweifses bedingt, das ist nun, wie schon früher besonders Hermann[2])

---

[1]) Pflüger: „Über die physiologische Verbrennung in den lebendigen Organismen." In Pflügers Arch. Bd. 10, 1875.

[2]) Hermann: „Untersuchungen über den Stoffwechsel der Muskeln." Berlin 1867.

gezeigt hat, vor allen Dingen der intramolekulare Sauerstoff, d. h. der Sauerstoff, der sich im „lebendigen Eiweifsmolekül" selbst befindet und von ihm fortwährend durch die Atmung von aufsen her aufgenommen wird. Dafs der Sauerstoff wesentlich die Zersetzbarkeit bedingt, geht daraus hervor, dafs bei der Zersetzung fortwährend Kohlensäure gebildet wird, und dafs die Kohlensäure nicht etwa durch direkte Oxydation des Kohlenstoffs und einfache Abspaltung des Kohlensäuremoleküls aus dem lebendigen Eiweifs hervorgeht, sondern durch innere Umlagerung der Atome und Trennung der neuen Atomgruppen voneinander. Die lebendige Substanz mufs den Sauerstoff schon vorher im lebendigen Molekül gebunden enthalten, so dafs er bei der Zersetzung nur eine Umlagerung erfährt, sonst wäre nicht zu begreifen, dafs Muskeln, wie Hermann fand, länger als einen Tag in einer sauerstofffreien Atmosphäre leben und dabei immer noch Kohlensäure ausatmen können, obwohl aus ihnen kein Sauerstoff ausgepumpt werden kann. Warum aber durch die Einfügung des Sauerstoffs ein stabileres organisches Molekül in einen labileren Zustand übergeführt wird, das wird klar, wenn man daran denkt, dafs dadurch die Möglichkeit gegeben wird, die Atome des Kohlenstoffs und Wasserstoffs durch intramolekulare Umlagerung zu Kohlensäure und Wasser zu oxydieren. Die Zersetzbarkeit mufs dadurch enorm gesteigert werden, denn die Affinität des Kohlenstoffs und Wasserstoffs zum Sauerstoff ist eine sehr grofse. Kohlensäure und Wasser aber treten, sobald sie durch innere Umlagerung in einem Molekül entstanden sind, als selbständige stabile Moleküle aus. So ist also die grofse Neigung der lebendigen Substanz zum Zerfall wesentlich durch die Menge des intramolekularen Sauerstoffs bedingt.

Indem Pflüger weiterhin eine Betrachtung darüber anstellt, welche Konstitution etwa das lebendige Eiweifsmolekül habe, und vor allem durch welche Atomgruppen es sich vom Molekül des toten Eiweifses unterscheide, gelangt er zu der Hypothese, dafs das lebendige Eiweifsmolekül charakterisiert sei durch den Besitz des Cyanradikals (CN). Pflüger findet nämlich bei einem Vergleich der stickstoffhaltigen Zersetzungsprodukte des lebendigen Eiweifses mit den entsprechenden Zersetzungsprodukten des toten Eiweifses, die man bei künstlicher Spaltung des letzteren erhält, dafs beide fundamental verschieden sind. Die charakteristischen Zersetzungsprodukte des lebendigen Eiweifses, wie Harnstoff, Harnsäure, Kreatin etc.[1]), seien durch künstliche Spaltung des toten Eiweifses niemals zu gewinnen. Und diese so charakteristischen Stoffe enthielten entweder selbst das Cyanradikal oder sie könnten aus Cyanverbindungen durch Umlagerung der Atome künstlich hergestellt werden, wie z. B. Harnstoff aus cyansaurem Ammon (Wöhler). Das weise mit grofser Wahrscheinlichkeit darauf hin, dafs das lebendige Eiweifs das Cyanradikal in sich enthält und sich dadurch vom toten oder Nahrungseiweifs fundamental unterscheidet. Diese Argumente Pflügers haben freilich heute aus einem doppelten Grunde an Bedeutung verloren. Einerseits nämlich ist es in neuerer Zeit Hofmeister gelungen, auch aus totem Eiweifs Harnstoff herzustellen, und anderseits wissen wir heute, dafs die stickstoffhaltigen Stoffe der regressiven Eiweifsmetamorphose, wie Harnstoff, Harnsäure, Hippur-

[1]) Vergl. pag. 117 u. 177.

säure etc., soweit uns ihre Genese bekannt ist, nicht direkt aus dem Zerfall des lebendigen Eiweifsmoleküls als solche hervorgehen, sondern vielmehr aus den bei diesem Zerfall entstehenden Stoffen, wie Kohlensäure, Milchsäure, Ammoniak etc., erst sekundär synthetisch aufgebaut werden[1]). Immerhin aber wird dadurch die Pflügersche Cyan-Hypothese an sich nicht umgestofsen, und es existieren bisher keine Gründe, welche dieselbe direkt widerlegen könnten. Es verdienen daher auch noch immer die Schlufsfolgerungen Beachtung, welche Pflüger aus dieser Hypothese weiterhin zieht. Pflüger sagt: „Bei der Bildung von Zellsubstanz, d. h. von lebendigem Eiweifs aus Nahrungseiweifs, findet eine Veränderung desselben, wahrscheinlich mit gleichzeitiger bedeutender Wärmebindung, statt, indem die Stickstoffatome mit den Kohlenstoffatomen in cyanartige Beziehung treten." Dafs eine bedeutende Wärmeaufnahme bei der Bildung des Cyans stattfindet, geht daraus hervor, dafs das Cyan, wie die kalorimetrische Untersuchung desselben zeigt, ein Radikal mit grofser innerer Energiemenge vorstellt. Durch Einfügung des Cyans in das lebendige Molekül wird also „ein Moment innerer starker Bewegung in die lebendige Materie eingeführt".

Danach erklärt sich die grofse Zersetzbarkeit des lebendigen Eiweifses infolge der Sauerstoffaufnahme, denn da die Atome des Cyans in starken Schwingungen sind, wird das Kohlenstoffatom des Cyans bei gelegentlicher Annäherung zweier Sauerstoffatome aus der Wirkungssphäre des Stickstoffatoms heraus näher an die Wirkungssphäre der Sauerstoffatome kommen und mit diesen zu Kohlensäure vereinigt austreten. So liegt nach Pflüger die Ursache der Kohlensäurebildung, d. h. des Zerfalls der lebendigen Substanz, im Cyan, und die Bedingung dafür ist die intramolekulare Einfügung des Sauerstoffs.

Von diesen Gesichtspunkten aus ergeben sich für Pflüger die wichtigsten Andeutungen hinsichtlich der Frage, wie das Leben auf der Erde entstanden sei. „Wenn man an den Anfang des organischen Lebens denkt, mufs man nicht Kohlensäure und Ammoniak primär in das Auge fassen. Denn beide sind das Ende des Lebens, nicht der Anfang." „Der Anfang liegt vielmehr im Cyan."

Das Problem von der Entstehung der lebendigen Substanz spitzt sich also auf die Frage zu: wie entsteht das Cyan. Hier führt uns aber die organische Chemie vor die höchst bedeutungsvolle Tatsache, dafs das Cyan und seine Verbindungen, wie Cyankalium, Cyanammonium, Cyanwasserstoff, Cyansäure etc., nur entstehen in der Glühhitze, etwa wenn man die nötigen stickstoffhaltigen Verbindungen mit glühenden Kohlen zusammenbringt oder das Gemenge zur Weifsglut erhitzt. „Es ist sonach nichts klarer als die Möglichkeit der Bildung von Cyanverbindungen, als die Erde noch ganz oder partiell in feurigem oder erhitztem Zustande war." Dazu kommt, dafs die Chemie uns zeigt, wie die anderen wesentlichen Konstituenten des Eiweifses, wie etwa Kohlenwasserstoffe, Alkoholradikale etc., ebenfalls synthetisch in der Hitze entstehen können.

„Man sieht, wie ganz aufserordentlich und merkwürdig uns alle Tatsachen der Chemie auf das Feuer hinweisen, als die Kraft, welche die Konstituenten des Eiweifses durch Synthese erzeugt hat.

---

[1]) Vergl. pag. 177.

Das Leben entstammt also dem Feuer und ist in seinen Grundbedingungen angelegt zu einer Zeit, wo die Erde noch ein glühender Feuerball war."

„Erwägt man nun die unermefslich langen Zeiträume, in denen sich die Abkühlung der Erdoberfläche unendlich langsam vollzog, so hatten das Cyan und die Verbindungen, die Cyan- und Kohlenwasserstoffe enthielten, alle Zeit und Gelegenheit, ihrer grofsen Neigung zur Umsetzung und Bildung von Polymerien in ausgedehntester Weise zu folgen und unter Mitwirkung des Sauerstoffs und später des Wassers und der Salze in jenes selbstzersetzliche Eiweifs überzugehen, das lebendige Materie ist."

Pflüger fafst daher seine Vorstellung in folgenden Sätzen zusammen:

„Demnach würde ich sagen, dafs das erste Eiweifs, welches entstand, sogleich lebendige Materie war, begabt mit der Eigenschaft, in allen seinen Radikalen mit grofser Kraft und Vorliebe besonders gleichartige Bestandteile anzuziehen, um sie dem Molekül chemisch einzufügen und so in infinitum zu wachsen. Nach dieser Vorstellung braucht also das lebendige Eiweifs gar kein konstantes Molekulargewicht zu haben, weil es eben ein in fortwährender, nie endender Bildung begriffenes und sich wieder zersetzendes ungeheures Molekül ist, das sich wahrscheinlich zu den gewöhnlichen chemischen Molekülen wie die Sonne gegen ein kleines Meteor verhält."

„In der Pflanze fährt also das lebendige Eiweifs nur fort zu tun, was es immer seit seinem ersten Entstehen tat, d. h. sich fortwährend zu regenerieren oder zu wachsen, weshalb ich glaube, dafs alles heute in der Welt vorhandene Eiweifs direkt von jenem ersten abstammt. Deshalb zweifle ich an der Generatio spontanea in der gegenwärtigen Zeit; auch die vergleichende Biologie deutet unverkennbar darauf hin, dafs alles Lebendige aus nur einer einzigen Wurzel seinen Ursprung genommen hat."

5. Die Theorie von F. J. Allen.

In gewisser Beziehung Verwandtschaft mit den Vorstellungen Pflügers haben die Erörterungen, die jüngst F. J. Allen über Wesen und Herkunft des Lebens angestellt hat[1]). Auch Allen steht auf dem Boden der Urzeugungslehre, auch er geht von chemischen Betrachtungen aus, und auch er legt den Schwerpunkt auf die Eigenschaften des Stickstoffs. Allein, er scheut sich vor Angaben über spezielle Verhältnisse und fafst seine Annahmen mit Recht etwas allgemeiner, wo im einzelnen verschiedenartige Möglichkeiten auf dem Boden seiner Anschauung gegeben sind.

Allen betrachtet die charakteristischen Eigenschaften, welche die wesentlichen organischen Elemente N, C, H, O, S, Fe in ihren verschiedenartigen Verbindungen zeigen und kommt zu dem Schlufs, dafs der Stickstoff von allen anderen besonders dadurch unterschieden ist, dafs seine Verbindungen sich durch mehr oder weniger grofse Zersetzlichkeit, d. h. chemische Aktivität auszeichnen. In dieser Eigenschaft des Stickstoffs sieht er seine besondere Befähigung zur Bildung labiler Atomkomplexe, wie sie die lebendige Substanz

[1]) F. J. Allen: „What is life?" In Proceed. of the Birmingham Natural History and Philosophical Society, vol. 11, part 1, 1899.

charakterisieren. Der Kern des Lebens liegt in den Eigenschaften des Stickstoffs.

Weiterhin trägt Allen wie Pflüger der Tatsache Rechnung, dafs der Sauerstoff für die Zersetzlichkeit der lebendigen Substanz eine fundamentale Bedeutung besitzt und dafs mit der Zersetzung eine beträchtliche Energieentwicklung verknüpft ist. Er nimmt daher an, dafs im Lebensvorgang der Sauerstoff dadurch eine grofse Rolle spielt, dafs er fortwährend dem Stickstoff chemisch angefügt wird, um dann diesem durch die stärkere Affinität zum Wasserstoff und Kohlenstoff entrissen zu werden. Dabei wird Wasser und Kohlensäure gebildet, ein Prozefs, der natürlich mit beträchtlicher Energieproduktion verbunden ist. „Every vital action involves the passage of oxygen either to or from nitrogen."

In Bezug auf das aktive Molekül der lebendigen Substanz denkt sich Allen, dafs es ein ungeheuer komplexes Molekül ist, in welchem verschiedenartige Atomgruppen durch Stickstoffatome mit einander verknüpft sind derartig, dafs die Stickstoffatome zentrale Lagerung haben, ohne aber kettenartig miteinander verbunden zu sein. Stirbt die lebendige Substanz ab, so fallen die einzelnen Atomgruppen auseinander, haben nunmehr ihre Stickstoffatome peripher gelegen und sind daher stabiler geworden. Beim Aufbau der lebendigen Substanz dagegen werden stabile Atomkomplexe mit peripheren Stickstoffatomen dem grofsen aktiven Molekül der lebendigen Substanz angelagert, und ihr Stickstoff bekommt dadurch als zusammenkoppelndes Bindeglied eine zentrale Lagerung. Welche Atomgruppen im Innern des grofsen Moleküls der Stickstoff verbindet, läfst Allen offen. Er hält es nicht für zweckmäfsig, irgend welche speziellen Bindungen des Stickstoffs, wie etwa das Cyanradikal, besonders hervorzuheben, denn es sind hier die verschiedenartigsten Möglichkeiten gegeben. Er sieht daher auch keine Veranlassung, die Keime des Lebens bis in die Glutzeit der Erde zu verfolgen, wie es Pflüger auf Grund seiner Cyanhypothese thut. Er stellt sich vielmehr wie Haeckel vor, dafs die Anfänge des Lebens erst begannen, als das Wasser sich schon auf der Erdoberfläche niedergeschlagen hatte. In dieser Zeit hatten sich nach dem Bilde, das Allen provisorisch entwirft, die schwereren, stabileren, unlöslichen Verbindungen am Boden abgelagert, die labileren, zersetzlicheren waren teils in Gasform in der Luft, teils in gelöstem Zustande im Wasser enthalten. Bei den mächtigen elektrischen Entladungen, bei denen fortwährend Blitze durch die feuchte, warme Atmosphäre zuckten, entstanden wie in geringem Umfange heute noch Ammoniak und die Oxyde des Stickstoffs, die durch den Regen niedergerissen und gelöst wurden. Im Wasser war Kohlensäure in reichlicher Menge vorhanden, und die Chloride, Sulfate, Phosphate der Alkalien und Metalle waren im Wasser gelöst. Es war daher Gelegenheit gegeben für den Stickstoff, mit den verschiedensten anderen Stoffen in Wechselbeziehungen zu treten, und so nimmt Allen an, dafs gleich die erste lebendige Substanz, die sich aus diesen Reaktionen ergab, im wesentlichen Leben von den Eigenschaften zeigte, wie wir es heute noch auf der Erdoberfläche finden. Auf die Einzelheiten der Bildung lebendiger Substanz, deren Ausmalung vorläufig noch allzu spekulativen Charakter haben müfste, geht Allen nicht näher ein. Er stellt nur die Vermutung auf, dafs bei der Übertragung des Sauerstoffs vom oder zum Stickstoff

etwa das Eisen in seinen Verbindungen eine Rolle gespielt haben möchte, wie es ja noch heute in dieser Beziehung von grofser Bedeutung ist.

B. Kritisches.

1. Ewigkeit oder Entstehung der lebendigen Substanz.

Unter den Ideen über die Abstammung des Lebens auf der Erde, die in den eben aufgeführten Theorien enthalten sind, stehen zwei Vorstellungen in scharfem Gegensatz zueinander. Dieser Gegensatz findet seinen Ausdruck in der schon von Helmholtz (l. c.) aufgestellten Alternative: „Organisches Leben hat entweder zu irgend einer Zeit angefangen zu bestehen, oder es besteht von Ewigkeit.“ Die erstere Vorstellung liegt der Urzeugungslehre zu Grunde, die letztere der Kosmozoëntheorie und in gewissem Sinne auch der Theorie Preyers. Beide sich gegenüberstehenden Vorstellungen schliefsen einander selbstverständlich aus. Nimmt man die eine an, so verwirft man damit zugleich die andere, und umgekehrt. Es fragt sich aber: welcher von beiden soll man sich anschliefsen?

Prüfen wir zunächst die Kosmozoëntheorie. Sie sagt, dafs das Leben nicht entstanden sei, sondern von Ewigkeit an im Weltall bestanden habe und nur von einem Weltkörper auf den anderen übertragen worden sei. Eine direkte Widerlegung dieser Lehre, ein Unmöglichkeitsnachweis von unbedingt bindender Kraft dürfte sich bei dem jetzigen Stande unserer Kenntnisse wohl kaum finden lassen. Solange unsere Erfahrungen nicht ausreichen, um den Transport lebensfähiger protoplasmatischer Keime von einem Weltkörper auf einen anderen mit Sicherheit als unmöglich zu kennzeichnen, wird es überhaupt sehr schwer sein, die Kosmozoënlehre direkt zu widerlegen. Aber wenn auch eine direkte Widerlegung zur Zeit nicht möglich ist, so läfst sich doch der Gedanke, dafs die lebendige Substanz von Ewigkeit her bestanden habe und nie aus anorganischer Substanz entstanden sei, im höchsten Grade unwahrscheinlich machen.

Wie unsere vergleichende Betrachtung der Organismen und anorganischen Körper[1]) ergeben hat, bestehen die Organismen aus keinen anderen chemischen Elementarstoffen als denen, die wir auch in der anorganischen Körperwelt finden, und unterscheiden sich von den letzteren nur durch die chemischen Verbindungen, aus denen sie aufgebaut sind. Die wesentlichen Verbindungen der lebendigen Substanz, die Eiweifskörper, stehen also keineswegs in einem prinzipiellen Gegensatz zu den Körpern der anorganischen Natur und unterscheiden sich von diesen nicht mehr als die verschiedenen anorganischen Verbindungen untereinander. Eine allgemeine Betrachtung, die man über die Abstammung der lebendigen Substanz, vor allem des Eiweifses, anstellt, mufs daher mit derselben Berechtigung in ihren prinzipiellen Gesichtspunkten auch auf die anorganischen Verbindungen, wie etwa die Mineralien, den Feldspat, den Quarz etc., angewendet werden können. Hier aber zeigt sich deutlicher als bei der lebendigen Substanz, zu welchen unhaltbaren Konsequenzen die der

[1]) pag. 133.

Kosmozoënlehre zu Grunde liegende Idee führt; denn wenn wir annehmen, dafs die komplizierten Verbindungen der lebendigen Substanz, vor allem die Eiweifskörper, nie entstanden sind, sondern von Ewigkeit an irgendwo im Weltraume existiert haben und von dort auf unsere Erde gelangt sind, so müssen wir mit derselben Logik und derselben Wahrscheinlichkeit annehmen, dafs auch die anorganischen Verbindungen, der Quarz, der Feldspat als solcher, immer im Weltraum irgendwo vorhanden gewesen und nur durch den Weltraum von einem anderen Weltkörper her auf unsere Erde gekommen seien. Und wenn man diese Betrachtung für alle chemischen Verbindungen durchführt, die unsere Erde zusammensetzen, und für die sie unerbittlich denselben Grad von Wahrscheinlichkeit beansprucht wie für die Verbindungen der lebendigen Substanz, so würde man zu der absurden Konsequenz gelangen, dafs schliefslich alle Verbindungen der ganzen Erde *als solche schon fertig* von aufsen her in unser Planetensystem eingewandert sein müssen. Diese Konsequenz anzunehmen würde sich aber wohl kaum ein Naturforscher entschliefsen, denn jeder Geologe kennt Beispiele genug von Mineralien, die nachweislich als solche erst auf der Erde auf chemischem Wege entstanden sind, und jeder Chemiker läfst täglich chemische Verbindungen aus einfacheren Stoffen im Laboratorium entstehen; ja, kein denkender Chemiker zweifelt heutzutage mehr daran, dafs sogar die sogenannten chemischen Elemente ursprünglich nicht als solche existiert haben, sondern dafs die Elemente mit höherem Atomgewicht erst später aus Elementen mit geringerem Atomgewicht durch Verdichtung entstanden sind. Zieht man aber die *letzte* Konsequenz aus den angeführten Ideen, dann leugnet man damit zugleich auch jede Entwicklung nicht nur der lebendigen Substanz, sondern des ganzen Erdkörpers; denn wenn alle Verbindungen von Ewigkeit her als solche existiert haben und niemals aus einfacheren Stoffen entstanden sind, dann fällt eben alle Entwicklung fort. Das ist eine unabweisbare Konsequenz, wenn man nur daran festhält, dafs dieselbe Betrachtung, welche für die Abstammung der Verbindungen in der lebendigen Substanz angenommen wird, mit der gleichen Berechtigung und genau derselben Wahrscheinlichkeit auch auf die Verbindungen der leblosen Substanz angewendet werden kann. Man hat aber kein Recht, für den Feldspat ein anderes *Prinzip* der Abstammung anzunehmen als für das Eiweifs. Beide sind Verbindungen von chemischen Elementen.

Auch eine fundamentale Tatsache der Pflanzen-Physiologie befindet sich in kaum lösbarem Widerspruch mit der Annahme, dafs das Leben niemals aus anorganischen Stoffen entstanden sei; das ist die Tatsache, dafs noch heute in der Pflanzenzelle fortwährend lebendige Substanz aus den einfachsten anorganischen Verbindungen, aus Kohlensäure, Wasser, schwefel- und salpetersauren Salzen etc. gebildet wird. Wenn man das kleine Samenkorn im Frühjahr in die Erde steckt und im Sommer die mächtige Pflanze betrachtet, die sich dann aus ihm entwickelt hat, was für eine gewaltige Menge lebendiger Substanz findet man dann gebildet aus den rein anorganischen Stoffen ihrer Umgebung. Und fast die ganze Masse dieser lebendigen Substanz kehrt, wenn der Winter kommt, wieder in einfachere anorganische Verbindungen zurück. Hier sehen wir, wie untrennbar die Beziehungen der anorganischen und organischen Natur zueinander sind, wie lebendige Substanz fortwährend aus lebloser Substanz entsteht

und fortwährend wieder in leblose Substanz zerfällt. Mit Recht sagt daher Nägeli[1]), einer der geistreichsten Botaniker: „Was wir sicher wissen — dafs das Unorganische in den Organismen zu organischer Substanz wird, und dafs die organische Substanz wieder vollständig in unorganische Verbindungen sich zurückverwandelt —, genügt, um vermöge des Kausalgesetzes die spontane Entstehung der organischen Natur aus der unorganischen abzuleiten.“ „Wenn in der materiellen Welt alles in ursächlichem Zusammenhange steht, wenn alle Erscheinungen auf natürlichem Wege vor sich gehen, so müssen auch die Organismen, die aus den nämlichen Stoffen sich aufbauen und schliefslich wieder in dieselben Stoffe zerfallen, aus denen die unorganische Natur besteht, in ihren Uranfängen aus unorganischen Verbindungen entspringen. Die Urzeugung leugnen heifst das Wunder verkünden.“

In einem ganz anderen Sinne als die Kosmozoënlehre, die übrigens nur wenig Anklang gefunden hat, erklärt Preyer in seiner Theorie das Leben für anfangslos und ewig. Preyer sagt: Die lebendige Substanz, die jetzt die Erdoberfläche bewohnt, stammt in lückenloser Deszendenz von den Substanzen ab, die einst als feurig-flüssige Massen den Erdball zusammensetzten. Die letzteren nicht als lebendig zu bezeichnen, wäre willkürlich, da sich keine scharfe Grenze feststellen läfst. Da diese Substanzen nun aber wieder von der Sonnenmasse abstammen, und letztere wieder nur einen Teil der Materie des Weltganzen bildet, die in ewiger Bewegung begriffen ist, so wäre danach das Leben, das selbst nur ein komplizierter Bewegungsvorgang ist, ebenfalls so alt wie die Materie.

Es liegt auf der Hand, dafs die Differenz zwischen Preyers Theorie und der Lehre von der Urzeugung im wesentlichen nur in der verschiedenen Fassung des Lebensbegriffs liegt. Die Urzeugungslehre bezeichnet dem Sprachgebrauch folgend als lebendig nur die lebendige Substanz, wie wir sie jetzt im Gegensatz zu der leblosen Substanz kennen, während Preyer den Lebensbegriff viel weiter fafst und auch glühende Gemenge als lebendig bezeichnet, die mit der jetzigen lebendigen Substanz nicht mehr die geringste Ähnlichkeit haben, aufser darin, dafs sie auch in energischer Bewegung begriffen sind. Fassen wir den Lebensbegriff in dieser weiten Ausdehnung, dann läfst sich in der Tat nichts gegen die übrigen Konsequenzen der Preyerschen Theorie einwenden. Es fragt sich aber, ob es zweckmäfsig ist, und ob wir überhaupt das Recht haben, den Lebensbegriff so weit auszudehnen.

Der Begriff der lebendigen Substanz, wie wir ihn heute wissenschaftlich fixiert haben, ist hervorgegangen aus einer genauen Vergleichung der jetzt lebenden Organismen mit den jetzt existierenden anorganischen Körpern. Wie wir gesehen haben[2]), gibt es da nur einen einzigen wirklich durchgreifenden Unterschied, der besteht in dem Stoffwechsel von Eiweifsverbindungen. Kein anorganischer Körper besitzt Eiweifs. Dagegen fehlt das Eiweifs in keinem einzigen Organismus, und was das Leben des Organismus ausmacht, worin es sich vom toten Organismus unterscheidet, das ist der Stoff-

[1]) Nägeli: „Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre.“ München und Leipzig 1884.

[2]) Vergl. pag. 145.

wechsel des Eiweifses. Das ist, wenn auch kein prinzipieller, elementarer, so doch ein durchgreifender Unterschied zwischen lebendigen Organismen und toten, anorganischen Körpern, der uns das einzige Mittel an die Hand gibt, die lebendige Substanz scharf zu charakterisieren. Lassen wir diesen Unterschied fallen, indem wir auch Körper, die kein Eiweifs enthalten können, wie die glühenden Massen des einst feurigen Erdballs, als lebendige Substanz bezeichnen, so geben wir den ganzen Vorteil, den uns eine scharfe Definition gewährt, wieder auf, und der Begriff der lebendigen Substanz zerfliefst uns zwischen den Fingern, wir können ihn nicht mehr fassen.

Allein hier kann man vom Standpunkt der Preyerschen Theorie die Frage aufwerfen: Wenn die lebendige Substanz von heute in lückenloser Deszendenz von feurig-flüssigen Gemengen abstammt, wo ist dann die Grenze, der Punkt, von dem an man die Substanz als lebendig bezeichnet? Diese Frage macht eine Voraussetzung, die sich in keiner Weise stützen läfst, das ist die Voraussetzung, dafs überhaupt ein ganz allmählicher und lückenloser Übergang zwischen den feurig-flüssigen Gemischen und den Eiweifskörpern vorhanden war. Wir haben zwar bisher immer den gröfsten Wert darauf gelegt, zu zeigen; dafs kein prinzipieller Unterschied zwischen lebendigen Körpern und leblosen Substanzen besteht; dafs aber ein lückenloser Übergang zwischen feurig-flüssigen Substanzen und Organismen bestände, läfst sich durchaus nicht beweisen. Wissen wir doch, dafs bei zwei chemischen Verbindungen, die aufeinander einwirken, die resultierenden Substanzen durch keinerlei Übergangsstufen mit den ursprünglichen Stoffen verbunden zu sein brauchen, wie verschieden sie auch von ihnen sein mögen. Über die Verhältnisse aber, die etwa zur Zeit, als sich das Wasser in tropfbar-flüssiger Form niederschlug, auf der Erdoberfläche geherrscht haben mögen, können wir uns auch nicht eine annähernde Vorstellung machen. Danach hätte die Vorstellung, dafs das lebendige Eiweifs aus der Einwirkung chemisch ganz von ihm verschiedener Körper ohne Übergang entstanden sei zu einer Zeit, wo die Bedingungen dazu gegeben waren, mindestens ebensoviel Wahrscheinlichkeit als die Idee einer allmählichen und durch lückenlose Übergänge verbundenen Deszendenz.

Ferner macht Preyer die stillschweigende Voraussetzung, dafs die glühenden Massen, auf welche er den Begriff des Lebens ausdehnt, einen Stoffwechsel gehabt haben. Auch diese Annahme läfst sich durch keinerlei Betrachtung stützen. Zwar wird man einerseits nicht daran zweifeln dürfen, dafs diese glühenden Massen eine äufserst energische innere Bewegung besessen haben, und anderseits ist das Leben ebenfalls nichts anderes als ein Bewegungskomplex, mit dem jeder andere molekulare Bewegungsvorgang im Prinzip verwandt ist. Aber dennoch ist die Lebensbewegung, der Stoffwechsel ein den lebendigen Organismus überaus scharf charakterisierender Bewegungskomplex, der darin besteht, dafs die lebendige Substanz fortwährend von selbst zerfällt, die Zerfallsprodukte nach aufsen abgibt und dafür bestimmte Stoffe von aufsen wieder aufnimmt, die ihr das Material geben, sich wieder zu regenerieren und durch Neubildung gleichartiger Atomgruppen zu wachsen. Das ist ein ganz allgemeines Charakteristikum aller lebendigen Substanz. Dafs aber dieser ganz eigentümliche Bewegungskomplex bereits an den glühenden Gemischen des Erdkörpers bestanden und seitdem bis jetzt, bis auf die Tage unserer

jetzigen lebendigen Substanz hin, keine Unterbrechung erlitten habe, ist in hohem Grade zweifelhaft. Die glühenden Gemische des Erdinnern, welche wir noch heutzutage an Vulkanen zu beobachten Gelegenheit haben, wie die Laven, die beim Austritt aus einem Spalt des Kraters noch so dünnflüssig sind, dafs sie beim Herabstürzen über die Felsenabhänge dem Beobachter den wunderbar fesselnden Anblick eines glühenden Wasserfalls gewähren, selbst diese äufserst flüssigen Gemische, so beweglich sie auch sein mögen, zeigen doch keinen Stoffwechsel im physiologischen Sinne, und wir haben daher nicht das Recht, sie als lebendig zu bezeichnen. So geistreich die Preyersche Theorie auch ist, wir können uns deshalb bei kühler Überlegung doch nicht entschliefsen, die glühenden Massen, die einst den ganzen Erdkörper bildeten, als lebendig im wirklichen Sinne zu betrachten. Dann aber bleibt als einziger Unterschied der Preyerschen Lehre von der Urzeugungstheorie nur die ganz unwesentliche Frage übrig, ob die lebendige Substanz, allmählich und durch unmerkliche Übergänge vermittelt, aus leblosen Substanzen hervorgegangen sei, oder ob sie sich mehr unvermittelt, wie die Produkte bei einer chemischen Einwirkung zweier verschiedener Körper im Reagenzglase, gebildet und ihre charakteristischen Eigenschaften angenommen habe. Auf keinen Fall aber werden wir dem Schlusse entgehen, dafs die lebendige Substanz einst aus Substanzen hervorgegangen ist, die wir als leblose zu bezeichnen gewohnt sind.

2. Die Deszendenz der lebendigen Substanz.

Auf Grund der von Pflüger und Allen entwickelten Ideen sind wir nunmehr in der Lage, uns in groben Umrissen eine provisorische Hypothese von der Entstehung des Lebens auf der Erde zu machen, wie sie den heutigen Erfahrungen und Anschauungen der Naturwissenschaft etwa am meisten entsprechen würde. Die Wurzeln des Lebens reichen vielleicht hinab bis in jene Zeit, wo die Erdoberfläche noch glühend war. Die damals vorhandenen Stickstoffverbindungen sind das wesentliche Material, aus dem die lebendige Substanz ihren Ursprung nahm. Sie mufsten bei ihrer leichten Zersetzbarkeit in Wechselwirkung mit den verschiedensten Kohlenstoffverbindungen, etwa Karbiden etc., treten, die ebenfalls der Glühhitze ihre Entstehung verdanken. Als das Wasser sich dann in tropfbar-flüssiger Form auf der Erdoberfläche niederschlug, gingen diese dem Feuer entsprossenen Verbindungen chemische Beziehungen ein mit dem Wasser und den darin gelösten Salzen und Gasen, und so entstanden die lebendigen Eiweifsverbindungen, jene höchst labilen Körper, die wie viele andere den Stickstoff enthaltenden Atomkomplexe sich durch ihre Neigung zur Zersetzung und zur Polymerisierung auszeichnen und die wesentlichen Bestandteile der lebendigen Substanz bilden. Diese erste lebendige Substanz, welche durch Urzeugung aus leblosen Substanzen sich bildete, war jedenfalls noch sehr einfach und zeigte keinerlei Differenzierungen. Es ist im höchsten Grade wahrscheinlich, dafs sie noch nicht den morphologischen Wert von Zellen hatte, d. h. dafs ihre Masse noch nicht in verschiedene Substanzen, wie Kern und Protoplasma, geschieden, sondern vielmehr in allen ihren Teilen gleichartig war, wie es Haeckel für seine Moneren annimmt.

Das würde etwa die Vorstellung sein, die man sich heute mit einem gewissen Anstrich von Wahrscheinlichkeit über die Entstehung der lebendigen Substanz machen kann. Immerhin ist es nicht ausgeschlossen, dafs sie später einmal in ihren Einzelheiten bedeutend modifiziert werden wird. Der Schauplatz, auf dem die lebendige Substanz zuerst auftrat, und die Verhältnisse, die auf demselben herrschten, sind uns zur Zeit nur in so unbestimmten Umrissen bekannt, dafs es wenig Wert hat, über die Einzelheiten noch weiter zu spekulieren. Mit dem Erscheinen der lebendigen Substanz auf der Bühne des Erdballs aber gewinnen wir wieder etwas festeren Boden, denn hier ist der Punkt, wo die von Lamarck und Darwin begründete und besonders von Haeckel, Weismann und ihren Schülern ausgebaute Deszendenzlehre einsetzt und uns die weiteren Schicksale der lebendigen Substanz bis in unsere Tage erläutert.

Den ganzen ungeheuren Ideenkomplex, der zur Begründung der Deszendenzlehre geführt hat, hier zu besprechen, würde aufserhalb des Rahmens dieser Blätter liegen. Es genügt uns, die Hauptmomente anzudeuten, welche die Grundlage abgeben für die Deszendenzlehre, an deren Richtigkeit übrigens heute wohl kein denkender Naturforscher mehr zweifelt.

Bekanntlich lehrt die Deszendenztheorie, dafs die ganze Formenfülle der Organismen, welche heute auf der Erdoberfläche leben und je gelebt haben, in ununterbrochener Deszendenz abstammt von jener ersten und einfachsten lebendigen Substanz, die aus leblosen Stoffen entstanden ist, dafs also alle Organismen in wirklichen verwandtschaftlichen Beziehungen zueinander stehen. Für die historische Zeit bedarf die Kontinuität der Organismenreihen keiner besonderen Begründung, denn die einfache Beobachtung zeigt, dafs jeder Organismus immer nur wieder von einem anderen, ihm ähnlichen abstammt, dafs die Kontinuität der Deszendenz niemals eine Unterbrechung erfährt. Dagegen für die unendlich langen Zeiträume, die, wie die Geologie gezeigt hat, seit der Entstehung der ersten Organismen bis zu historischer Zeit verstrichen sind, fehlt natürlich die direkte Beobachtung. Allein, hier hat uns die Natur gewisse Urkunden aufbewahrt, in denen wir die Geschichte der Entwicklung des ganzen Organismenstammes, wenn auch mehr oder weniger lückenhaft, aufgezeichnet finden.

Die erste Urkunde entziffert uns die Paläontologie oder Versteinerungskunde. Es sind die Zeugnisse, welche die Natur über die Existenz und Beschaffenheit der früheren Organismen in den Schichten der Erdrinde selbst niedergelegt hat: die Versteinerungen oder Petrefakten. Mit der Erforschung der Versteinerungen, welche sich in den verschiedenen Schichten der Erdrinde finden, rekonstruiert die Paläontologie bis zu einem gewissen Grade die Organismenwelt, welche zu jenen Zeiten, als diese Schichten sich bildeten, die Erdoberfläche bevölkerte. So lernen wir die Vorfahren unserer heutigen Organismen kennen und sehen, wie sie in den jüngsten Schichten den jetzt lebenden Tieren und Pflanzen noch sehr ähnlich sind, wie sie aber um so unähnlicher werden, je tiefer wir bis zu den ältesten Schichten hinabsteigen, und wie ganze grofse Organismengruppen, die wir heute für weit voneinander getrennt betrachten, in älteren Schichten gemeinsame Vorfahren haben, die gewisse charakteristische Eigenschaften mehrerer Organismengruppen noch in sich vereinigen. In den

allerältesten Schichten finden wir nur niedere Tiere und Pflanzen — noch keine Wirbeltiere und Blütenpflanzen. Für jeden, der nicht einem blinden, supranaturalistischen Schöpfungsglauben huldigt und es nicht vorzieht, wie der biblische Schöpfungsbericht jede Organismenform für sich aus der Hand eines persönlichen Schöpfers hervorgegangen zu denken, für den gibt es nur eine einzige natürliche Erklärung aller paläontologischen Tatsachen, das ist die, dafs die ganze Organismenwelt, welche heute lebt und überhaupt je gelebt hat, einen einzigen grofsen Stammbaum bildet, dessen Keim die erste lebendige Substanz war, welche auf der Erde entstand. Dieser Keim entwickelte sich zu einem gewaltigen Baum mit unzähligen Ästen und Zweigen und Blättern, deren letzte Sprossen wir in der heutigen Organismenwelt vor uns haben, deren ältere Äste im Schofs der Mutter Erde begraben liegen. Leider ist die paläontologische Urkunde sehr lückenhaft, denn einerseits ist nur ein sehr kleiner Teil der Erdschichten unserer Untersuchung zugänglich — die grofse Masse der Erdrinde ist vom Meere bedeckt —, und anderseits ist die Erhaltung der Organismen teilweise eine sehr unvollkommene, weil sie überhaupt nur unter ganz bestimmten Bedingungen eingebettet werden konnten, ohne vom Wellenschlage oder von der Fäulnis etc. zerstört zu werden; ja Organismen ohne schützende Skelettteile sind fast gar nicht überliefert worden, weil ihr weicher Körper nach ihrem Tode sofort zerfallen mufste. So kommt es auch, dafs uns gerade bei der Erforschung der ältesten, einfachsten Organismen, die noch keine schützenden Skelettteile besafsen, die paläontologische Urkunde im Stich läfst.

Fig. 140. Archaeopteryx macrurus, s. lithographicus. *cl* Clavicula, *co* Coracoïd, *h* Humerus, *r* Radius, *u* Ulna, *c* Carpus, *sc* Scapula, *I—IV* Zehen. Nach Zittel.

Die vergleichende Anatomie beschäftigt sich mit der zweiten Urkunde, die in den Homologien der einzelnen Organe der jetzt lebenden Organismen gegeben ist. Wenn die vergleichende Anatomie durch Zergliederung der Organismen bis in ihre feinsten Teile und durch Vergleichung der einzelnen Organsysteme und Organe verschiedener Organismengruppen untereinander die Erscheinung feststellt, dafs gewisse Organismengruppen mit anderen in wesentlichen Organsystemen bis zu einem gewissen Grade übereinstimmen, so kann diese Tatsache auf natürliche Weise wieder nicht anders gedeutet werden als durch eine natürliche Verwandtschaft dieser Organismen,

die im allgemeinen um so näher ist, je mehr Homologien sich finden, um so entfernter, je mehr Unterschiede daneben vorhanden sind; denn die Homologien können nur dadurch bedingt sein, dafs die betreffenden Organismen in grauer Vorzeit einmal gemeinsame Vorfahren gehabt haben, die diese Merkmale besafsen. Freilich ist auch die Urkunde der vergleichenden Anatomie nur sehr unvollständig, denn die heutigen Organismen sind ja nur die übriggebliebenen Spitzen der verschiedenen Zweige des grofsen Organismenstammbaums, zwischen denen die anderen Zweige und Äste abgestorben sind. Aber hier ergänzt gerade die paläontologische Urkunde die Tatsachen der vergleichenden Anatomie bis zu einem bestimmten Grade in erfreulichster Weise, indem sie auch die ausgestorbenen Äste der Vergleichung mit den noch lebenden zugänglich macht. Ein Beispiel wird das erläutern. Aus vergleichend-anatomischen Gründen war man zu der Überzeugung gekommen, dafs die Vögel mit den Reptilien in nächster verwandtschaftlicher Beziehung ständen; allein man kannte Formen, welche den gemeinsamen Vorfahren entsprächen oder nahe ständen, noch nicht. Da wurde in den Steinbrüchen des Solnhofener lithographischen Schiefers ein versteinertes Tier von etwa Taubengröfse entdeckt, der bekannte Archaeopteryx marcrurus, das sowohl Vogel- als Reptiliencharaktere nebeneinander besafs, denn es hatte ein Eidechsengebifs mit Zähnen und eine Eidechsenwirbelsäule mit einem langen Eidechsenschwanz, war aber auf seinem ganzen Körper mit Vogelfedern bedeckt, die auf dem Gestein in feinster Weise abgedrückt sind (Fig. 140). Durch diesen und ähnliche paläontologische Funde wurde die aus der vergleichenden Anatomie gefolgerte Verwandtschaft der Vögel und Reptilien auf das glänzendste bestätigt, und ähnliche Beispiele liefsen sich in unzähliger Menge anführen.

Die Embryologie oder individuelle Keimesentwicklung (Ontogenie) lehrt uns schliefslich die dritte wichtige Urkunde über die Deszendenz entziffern. Bekanntlich durchläuft der Keim der Pflanzen und Tiere von seinem einfachsten Zustande, der Eizelle, an, eine lange Reihe von Entwicklungsstadien, ehe er dem Mutterorganismus, von dem er abstammt, ähnlich wird.

Da wir wissen, dafs die Vorfahren stets ihre charakteristischen Eigenschaften auf ihre Nachkommen vererben, so gewinnen diese Entwicklungsstadien, welche der Organismus allmählich durchläuft, eine aufserordentlich grofse Bedeutung für die Erkenntnis der Vorfahrenreihe; denn da sie im grofsen und ganzen von den Vorfahren her ererbte Formenverhältnisse vorstellen, so werden sie, wenn auch nur in groben Umrissen, die Entwicklungsformen andeuten, welche in der Vorfahrenreihe einst nacheinander aufgetreten sind; mit anderen Worten: die in der Keimesentwicklung oder Ontogenie eines Individuums auftretenden Formen rekapitulieren im grofsen und ganzen die Formenreihe der Vorfahren des betreffenden Organismus. Dieses von Haeckel begründete „biogenetische Grundgesetz“, das wir bereits an anderer Stelle[1]) besprochen haben, setzt uns also in den Stand, durch kritische Untersuchung aus der ontogenetischen Entwicklung eines Organismus seine phylogenetische Deszendenz bis zu einem gewissen Grade zu rekonstruieren.

[1]) Vergl. pag. 223.

Aus allen diesen Tatsachen der Paläontologie, der vergleichenden Anatomie und der Embryologie, wegen deren ausführlicherer Würdigung auf die einschlägigen und grundlegenden Werke von Darwin, Gegenbaur, Haeckel und ihren Schülern selbst verwiesen werden mufs, ergibt sich nicht nur mit Notwendigkeit der Schlufs, dafs unsere jetzigen Organismen in lückenloser Deszendenz von der ersten, aus leblosen Stoffen entstandenen lebendigen Substanz abstammen, sondern auch zugleich der Weg, den die Entwicklung der lebendigen Substanz auf Erden genommen hat. Es ist der phylogenetischen Forschung unserer modernen Morphologie im wesentlichen gelungen, diesen Weg in grofsen Zügen festzustellen und so den Stammbaum der Organismen wenigstens in seinen groben Umrissen zu rekonstruieren. Wie sehr auch anfangs die provisorischen Stammbäume, welche Haeckel im Anschlufs an die damals bekannten Tatsachen zuerst vor 40 Jahren aufstellte, Anfeindungen erfuhren, so wenig dürfte es jetzt noch vorurteilsfreie Morphologen geben, die nicht in den wesentlichen Punkten Haeckels Idee der Stammbäume angenommen hätten. In der Tat herrscht jetzt über das phylogenetische Verhältnis der gröfseren Organismengruppen zueinander im wesentlichen Übereinstimmung, wenn auch über die kleineren Gruppen und die ganz speziellen Verhältnisse noch manche weitgehende Differenz besteht, die erst allmählich durch immer neue Erfahrungen beseitigt werden wird. Nach diesen Vorstellungen hat die moderne Morphologie auf Grund des jetzigen Standes ihrer Forschungen etwa folgendes Bild von dem Stammbaum der Organismen entworfen.

Schema des Stammbaums der Organismen.

Aus den ersten lebendigen Massen, die Haeckel als Moneren bezeichnet, entwickelten sich durch Differenzierung der homogenen Substanz in Kern und Protoplasma die ersten einzelligen Organismen, die Protisten. Die Protisten bilden diejenige Organismengruppe, aus der sich nach der einen Seite die Pflanzen, nach der anderen die Tiere entwickelt haben, und welche die niedrigsten noch jetzt lebenden Organismen umfafst. Schon unter den Protisten aber fand eine Differenzierung der Art des Stoffwechsels statt, und die Protisten schieden sich in Protophyten, d. h. Protisten mit pflanzlichem Stoffwechsel und Protozoën, d. h. Protisten mit tierischem Stoffwechsel, indem die ersteren noch immer fortfuhren, aus anorganischen Stoffen ihre lebendige Substanz aufzubauen, während die letzteren den Stoffwechsel vereinfachten, indem sie gleich die von den ersteren gebildete organische Substanz selbst zum Aufbau ihres Körpers benutzten. Von den Protophyten stammen alle Pflanzen (Metaphyten), von den Protozoën alle Tiere (Metazoën) ab, und zwar in folgender Weise. Aus dem Protophytenstamm gingen zwei Äste hervor, die Tange (Fucoïdeae) und Pilze (Fungi). Von diesen entwickelte sich der Ast der Tange weiter, und aus ihm entstanden in gerader Deszendenz die Moose (Muscinae), aus diesen die Farne (Filicinae), aus diesen die Nacktsamigen (Gymnospermen), und aus den letzteren schliefslich die Bedecktsamigen (Angiospermen) Pflanzen, welche die höchste Differenzierung des ganzen Pflanzenreichs zeigen. Aus den Protozoën anderseits entstanden die Urdarmtiere (Gastraeaden), sehr einfache Tiere aus nur zwei verschiedenen Zellenschichten (Entoderm und Ektoderm) bestehend, von denen wahrscheinlich jetzt keine Vertreter mehr leben, deren Vorhandensein in der Stammreihe aber aus dem weit verbreiteten Auftreten des Gastrulastadiums in der Entwicklung der meisten Tiere mit Notwendigkeit geschlossen werden mufs. Aus den Urdarmtieren entwickelten sich einerseits die sogenannten Pflanzentiere (Cölenteraten) und anderseits die Würmer (Vermes). Letztere gaben den vier Gruppen der Stachelhäuter (Echinodermen), Gliedertiere (Arthropoden), Manteltiere (Tunicaten) und Weichtiere (Mollusken) den Ursprung, von denen die Manteltiere schliefslich zu den Ahnen der Wirbeltiere wurden, der am weitesten differenzierten Vertreter des ganzen Tierreichs. Unsere heute lebenden Organismen bilden nur die letzten Spitzen aller dieser grofsen Zweige des gewaltigen Organismenstammbaums.

Ein Überblick über die Stammesentwicklung der Organismen von ihrem ersten Entstehen bis in unsere Zeit zeigt uns, wie die lebendige Substanz im Laufe der Erdentwicklung eine ungemeine Wandlung ihrer Formen erfahren hat, wie die heutigen Organismen in Hinsicht auf ihre Form und Organisation sich weit nach den verschiedensten Richtungen hin differenziert haben.

Eine natürliche Erklärung für das Verständnis dieser Erscheinung hat uns erst Darwins Selektionstheorie gegeben. Ausgehend von der Tatsache, dafs alle Individuen derselben Organismenform, ja, sogar alle Nachkommen desselben Elternpaares in mehr oder weniger merkbarer Weise voneinander verschieden sind, eine Erscheinung, die als „individuelle Variabilität“ bekannt und teils die Folge der geschlechtlichen Vermischung (Amphimixis Weismanns), teils die Folge der verschiedenen äufseren Einwirkungen ist, welche sich

auf das Keimplasma der einzelnen Embryonen von seiten ihrer Umgebung, sei es im elterlichen Organismus, sei es aufserhalb desselben, geltend machen, zeigt Darwin, wie von diesen mehr oder weniger verschiedenen Individuen derselben Generation im „Kampf ums Dasein“ (struggle for life) immer nur diejenigen am Leben bleiben, welche am meisten den äufseren Bedingungen angepafst sind, während die, welche den äufseren Lebensbedingungen etwas weniger entsprechen, infolge der Konkurrenz (Kampf ums Dasein) mit den passenderen zu Grunde gehen. So kommen nur die den jeweiligen äufseren Lebensbedingungen am meisten angepafsten zur Fortpflanzung und können ihre Eigenschaften auf die Nachkommen vererben. In diesem Übrigbleiben, in dieser Auswahl der passenderen Individuen besteht die „natürliche Zuchtwahl“ (natural selection) Darwins, und es liegt auf der Hand, dafs bei fortgesetzter Selektion immer die Organismen den jeweiligen Lebensbedingungen in weitestgehendem Mafse angepafst sein müssen. Die Formgestaltung, die Organisation, überhaupt alle Eigenschaften der lebendigen Substanz stehen also in der engsten Korrelation mit den äufseren Verhältnissen auf der Erdoberfläche; verändern sich diese, so müssen sich auch die Eigenschaften der Organismen in entsprechender Weise umgestalten.

Allein es fragt sich, ob die natürliche Selektion der einzige Faktor ist, welcher die Veränderung der Organismen im Laufe der langen Zeiträume bedingt. Die Anpassung an die äufseren Verhältnisse infolge der Selektion setzt nur eine fortwährende Vererbung der angeborenen Eigenschaften voraus, und Weismann[1]) vertritt in der Tat die Ansicht, dafs nur die Vererbung angeborener Eigenschaften für die Veränderung der Organismenwelt in Frage kommt. Da Darwin selbst die Ansicht hatte, dafs auch erworbene Eigenschaften sich vererben, so ist Weismann als Vertreter der einseitigen Selektionstheorie gewissermafsen noch darwinistischer als Darwin selbst. Andere dagegen, wie Haeckel[2]), Eimer[3]), Herbert Spencer[4]), sind der Meinung, dafs auch die Vererbung solcher Eigenschaften von grofser Bedeutung für die Umwandlung der Organismenformen ist, die während des individuellen Lebens erst erworben sind. Freilich kommt auch hier immer die Frage in Betracht, ob sie den äufseren Bedingungen in möglichst zweckmäfsiger Weise entsprechen oder nicht. Im letzteren Falle werden sie durch die Selektion im Kampf ums Dasein ebenfalls bald beseitigt. Aber die Frage, ob sich nur angeborene oder auch erworbene Eigenschaften vererben, ein Punkt, um den sich augenblicklich das Hauptinteresse der Vererbungstheoretiker dreht, ist trotz der vielen Erörterungen von beiden Seiten bis heute noch nicht einwandsfrei entschieden und harrt noch ihrer definitiven Beantwortung[5]).

Werfen wir schliefslich noch einen kurzen Blick auf das Wesen der Veränderungen, welche die lebendige Substanz von ihrer Ent-

---

[1]) Weismann: „Aufsätze über Vererbung und verwandte biologische Fragen.“ Jena 1892.

[2]) Haeckel: „Generelle Morphologie der Organismen.“ Bd. 2, pag. 186. Berlin 1866.

[3]) G. H. Th. Eimer: „Die Entstehung der Arten auf Grund von Vererben erworbener Eigenschaften nach den Gesetzen organischen Wachsens.“ Jena 1888.

[4]) Herbert Spencer: „The inadequacy of natural selection.“ In Contemporary Review 1893.

[5]) Vergl. pag. 195 u. ff.

stehung an bis jetzt durchgemacht hat, so tritt uns die Tatsache entgegen, dafs sie von einfachen Formen an sich zu immer komplizierteren Gestalten und Organisationen entwickelt hat, so dafs wir unter den heute lebenden Organismen die am höchsten komplizierten finden, wie etwa die Blütenpflanzen und die Wirbeltiere, in denen sich besondere Teile in weitestgehender Weise selbst für die Ausübung der speziellsten Verrichtungen differenziert haben. Man hat im Hinblick auf diese Tatsache häufig gesagt, dafs sich in der Entwicklungsreihe der Organismen von den ersten Anfängen an bis jetzt ein dauernder Fortschritt, eine fortschreitende Vervollkommnung erblicken läfst. Diese Auffassung verfällt in den Fehler, den zu vermeiden das ganze Streben der Darwinschen Theorie war, nämlich in den Fehler der Teleologie. Der Begriff des Fortschritts, der Vervollkommnung involviert ein Ziel, nach dem hin der Fortschritt, die Vervollkommnung gerichtet ist. Ohne dieses Moment ist der Begriff wesenlos. In Wirklichkeit existiert aber für die Entwicklung der Organismen ebensowenig ein vorbestimmtes Ziel, nach dem sie strebt, wie für irgend eine chemische Reaktion. Sie kann nur erfolgen und mufs in ganz bestimmter Weise erfolgen, wenn die äufseren Bedingungen da sind. Ihre Veränderung ist lediglich bedingt von der Veränderung ihrer Umgebung. Wenn wir also den Begriff des Fortschritts, der Vervollkommnung etc. anwenden, so kann das nur geschehen von einem anthropozentrischen Standpunkt aus, indem wir selbst ein Ziel in die Entwicklung hineintragen. Mag man das tun, aus welchen Rücksichten man will, auf jeden Fall mufs man sich dabei bewufst bleiben, dafs das Ziel dann ein künstlich gesetztes ist, nicht ein Ziel, das in der Natur selbst läge, denn die Annahme, dafs der Mensch vollkommener sei als eine Amöbe, bleibt immer eine willkürliche, für welche die Wirklichkeit keine Berechtigung bietet, und wenn wir die Entwicklung eine Vervollkommnung nennen, so ist das nichts weiter als eine Konvention. Die Welt selbst hat kein Ziel, nach dem sie strebt; hier existiert nur ewige Entwicklung, d. h. Veränderung ohne Ende.

* * *

Ziehen wir nunmehr das Fazit aus unseren Erörterungen, so tritt uns klar und deutlich die Tatsache entgegen, dafs das Leben von seinem ersten Beginn an durchaus bedingt war durch die äufseren Verhältnisse der Erdoberfläche. Das Leben ist eine Funktion der Erdentwicklung in mathematischem Sinne. Lebendige Substanz konnte nicht bestehen, solange die Erde ein feurig-flüssiger Ball ohne feste und kühle Rinde war; sie mufste aber entstehen, mit derselben unabwendbaren Notwendigkeit wie eine chemische Verbindung, als die nötigen Bedingungen gegeben waren, und sie mufste ihre Form, ihre Zusammensetzung etc. ändern in demselben Mafse, wie sich die äufseren Lebensbedingungen im Laufe der Erdentwicklung änderten. Die lebendige Substanz ist lediglich ein Teil der Erdmaterie. Die Kombination dieser Erdmaterie zu lebendiger Substanz war ebenso das notwendige Produkt der Erdentwicklung wie etwa die Entstehung des Wassers: eine unausbleibliche Folge der fortschreitenden Abkühlung jener Massen, welche die Erdrinde bildeten, und ebenso sind die chemischen, physikali-

schen, morphologischen Eigenschaften der lebendigen Substanz von heute die notwendige Folge der Einwirkung unserer jetzigen äufseren Lebensbedingungen auf die inneren Verhältnisse der früheren lebendigen Substanz. Innere und äufsere Lebensbedingungen stehen in einer untrennbaren Wechselwirkung, und der Ausdruck dieser Wechselwirkung ist das Leben.

III. Die Geschichte des Todes.

Der Punkt, in dem unsere Betrachtung der Lebensbedingungen gipfelte, war die Tatsache, dafs die Lebenserscheinungen nur bestehen können, aber auch eintreten müssen, mit derselben unabwendbaren Notwendigkeit wie jede andere Naturerscheinung, wenn ein bestimmter Komplex von Bedingungen erfüllt ist. Fehlen diese Bedingungen, so fehlt auch das Leben.

Die Entstehung des Lebens auf der Erde war nur die eine Konsequenz aus dieser Tatsache. Die andere, die wir jetzt ins Auge fassen wollen, ist die Entwicklung des Todes.

A. Die Erscheinungen der Nekrobiose.

Fällt eine, mehrere oder alle Lebensbedingungen unter den speziellen Verhältnissen, unter denen sich irgend ein Organismus befindet, aus, so hören die Lebenserscheinungen auf; das Leben steht still. Dieser Stillstand ist, abgesehen von den wenigen Fällen des Scheintodes, stets der wirkliche Tod. Aber, wie wir schon bei anderer Gelegenheit sahen[1]), tritt der Tod nie unvermittelt ein. Es gibt keine scharfe Grenze, welche Leben und Tod voneinander scheidet, es findet vielmehr ein allmählicher Übergang statt zwischen Leben und Tod: der Tod entwickelt sich. Gesundes Leben einerseits und Tod anderseits sind nur die äufsersten Endglieder dieser Entwicklung, die durch eine Reihe von Zwischenstadien lückenlos miteinander verbunden sind. Beide Endstadien lassen sich wohl leicht und scharf voneinander unterscheiden, aber eine scharfe Grenze zu ziehen da, wo der Tod beginnt und das Leben aufhört, ist unmöglich. Deshalb bezeichneten wir mit einem Worte, das von K. H. Schultz und Virchow in die Pathologie eingeführt wurde, diesen Übergang vom Leben zum Tod als „Nekrobiose“. Zwar unterscheidet Virchow[2]) zwischen Nekrobiose und Nekrose nach äufseren Gesichtspunkten in der Weise, dafs er von Nekrobiose spricht, wenn der betroffene Teil später in seiner Form vollständig zerstört und untergegangen ist, von Nekrose dagegen, wenn er in seiner ursprünglichen Gestalt im Tode noch bestehen bleibt; allein so praktisch dieser äufsere Unterschied für die Beurteilung grober Verhältnisse, ganzer Organe oder Gewebe etc. sein mag, so wenig Bedeutung hat er für die theoretische Auffassung des Vorgangs selbst, denn es hängt häufig von ganz nebensächlichen Momenten ab, ob der Enderfolg sich in dieser oder jener Weise gestaltet. Hat z. B. eine Zelle eine feste Membran, so bleibt

[1]) Vergl. pag. 142 u. ff.

[2]) R. Virchow: „Die Zellularpathologie in ihrer Begründung auf physiologische und pathologische Gewebelehre.“ 4. Auflage. Berlin 1871.

ihre Form, während der Protoplasmakörper schon längst abgestorben ist, noch lange erhalten; ist ihr Protoplasma aber nackt, so zerfällt die Zelle in der Regel zu einem formlosen Häufchen von Körnern, und doch kann das Wesen des Prozesses, der zum Tode führt, in beiden Fällen das gleiche sein. Daher scheint es zweckmäfsiger, diese für grobe Verhältnisse praktische Unterscheidung fallen zu lassen und den Begriff der Nekrobiose so weit zu fassen, dafs er auch die sogenannten nekrotischen Prozesse mit einschliefst. Dann verstehen wir unter Nekrobiose diejenigen Prozesse, welche, mit einer unheilbaren Schädigung des normalen Lebens beginnend, schneller oder langsamer zum unvermeidlichen Tode führen. Der damit vielfach synonym gebrauchte Begriff der Degeneration hat den Nachteil, dafs er nicht eindeutig ist und auf viele ganz verschiedenartige Erscheinungen Anwendung findet.

Mit den Erscheinungen der Nekrobiose sind wir bereits auf ein Gebiet gelangt, das sich wegen seiner enorm praktischen Bedeutung als selbständige Wissenschaft entwickelt und einen ungeheuren Umfang angenommen hat; das ist die Lehre von den Krankheiten, die Pathologie. Unsere folgende Betrachtung wird sich daher zum grofsen Teil auf diesem Gebiete bewegen und die Wege aufsuchen, welche in das Schattenreich des Todes führen.

Da die Zelle der eigentliche Sitz des Lebens ist, so mufs die Zelle ebenso, wie sie für die Erforschung der Lebenserscheinungen den Angriffspunkt vorstellt, auch das Objekt für die Untersuchung der Nekrobiose abgeben. Der Tod der grofsen Organismen mit ihren weitdifferenzierten Organen und Geweben beruht ja lediglich auf dem Absterben der einzelnen Zellen, die den Zellenstaat des Organismus zusammensetzen. In den einzelnen Zellformen aber verlaufen die Erscheinungen, welche zum Tode führen, sehr verschieden. Das hängt einerseits von der Beschaffenheit der lebendigen Substanz ab, die jede einzelne Zellform charakterisiert, anderseits von der Art und Weise der Ursachen, die zum Tode der Zelle führen. Es liegt also auf der Hand, dafs daraus eine grofse Mannigfaltigkeit der Absterbeerscheinungen resultieren mufs. Immerhin kann man die Erscheinungen der Nekrobiose in zwei grofse Gruppen bringen, die sich fundamental voneinander unterscheiden. Die eine Gruppe dieser Erscheinungen besteht darin, dafs die normalen Lebensprozesse nach und nach ausfallen, ohne vorher eine wesentliche Änderung zu erfahren; wir können diese Prozesse als histolytische Prozesse bezeichnen. Die andere Gruppe ist dieser gegenüber dadurch charakterisiert, dafs die normalen Lebensprozesse durch die tödliche Schädigung in eine perverse Bahn gelenkt werden und entarten, ehe sie vollständig stillstehen. Die Prozesse nennen wir metamorphotische Prozesse.

1. Histolytische Prozesse.

Die einfachsten Formen der histolytischen Prozesse sind die „Atrophien“. Es sind meist chronisch verlaufende Prozesse, die darin bestehen, dafs die aufsteigende Phase des Stoffwechsels der betroffenen Zellen, also die Vorgänge, welche zum Aufbau und zur Neubildung der lebendigen Substanz führen, immer mehr und mehr an Umfang abnehmen, bis sie schliefslich ganz aufhören. Die Folge davon ist, dafs die lebendige Substanz, die sich ja in gewissem Mafse

fortwährend von selbst zersetzt, mehr und mehr an Menge einbüfst, so dafs die Zelle immer kleiner wird, bis der Rest, wenn es zum Extrem kommt, schliefslich zerfällt. Man sagt: die Zelle oder das Gewebe „atrophiert".

Die Fälle von Atrophie eines Organs oder Gewebes sind im ganzen Organismenreich weit verbreitet und spielen sowohl in der normalen Entwicklung der Tiere als auch unter pathologischen Verhältnissen eine grofse Rolle.

Unter den Fällen der Atrophie, die in der Entwicklung des normalen Organismus auftreten, sind vor allem bekannt die Erscheinungen der Histolyse oder Rückbildung embryonaler Organe, welche besonders für die Tiere mit ausgesprochener „Metamorphose" oder Larvenentwicklung charakteristisch sind. Diese histolytischen Prozesse sind in neuerer Zeit an dem atrophierenden Schwanze der Froschlarven (Kaulquappen) von Looss[1]) genauer verfolgt worden. Die Histolyse verläuft in ihren wesentlichen Momenten bei den verschiedenen Zellformen übereinstimmend. Zuerst macht sich eine Auflockerung der die Zellen untereinander zum Gewebe verbindenden Kittsubstanz bemerkbar, so dafs die Zellen lockerer aneinanderhängen. Während dessen aber beginnt auch schon eine sichtbare Veränderung im Protoplasma der Zellen selbst. „Die Zellsubstanz gibt ihre normale charakteristische Struktur auf: Das ursprünglich in Form eines mehr oder weniger ausgeprägten Schwammgerüstes vor-

Fig. 141. Histolyse der Muskelfasern im Schwanz der Froschlarve Nach Looss.

handene, meist stärker färbbare Spongioplasma zieht sich zusammen, die einzelnen Balken werden gröber, und schliefslich zerfällt das Ganze in eine gröfsere oder kleinere Anzahl von kugelrunden Tröpfchen, die innerhalb des weniger oder gar nicht gefärbten Hyaloplasmas liegen, das seinerseits ebenfalls zu einer einheitlichen Masse sich vereinigt hat." Die Grundsubstanz, in welcher diese Kügelchen liegen, beginnt sich zuerst aufzulösen, und erst später verflüssigen sich auch diese Kügelchen selbst. So bleiben schliefslich vom ganzen Protoplasma nur noch einige unlösliche Körnchen übrig, die von den Leukocyten, welche als Frefszellen in allen Geweben umherkriechen, aufgefressen werden. Die Kerne der Zellen halten dem Zerfall meist bedeutend länger stand, werden aber schliefslich auch Opfer eines ganz ähnlichen Prozesses. Ihre Grundsubstanz verschwindet sehr bald, die chromatische Substanz und die Kernmembran schrumpfen mehr und mehr zusammen und zerfallen in einzelne Bröckel, die sich zuletzt ebenfalls auflösen. Ganz ähnlich verhalten sich auch die sonst ziemlich differenten Muskelfasern. Die einzelnen Fibrillen quellen auf und verkleben untereinander. Dabei beginnt sich die isotrope und

[1]) A. Looss: „Über Degenerationserscheinungen im Tierreich, besonders über die Reduction des Froschlarvenschwanzes und die im Verlaufe derselben auftretenden histolytischen Prozesse." In Preisschriften der Fürstlich Jablonowskischen Gesellschaft, Leipzig 1889.

anisotrope Substanz untereinander zu vermischen, so dafs die Querstreifung allmählich verschwindet. Auch die Doppelbrechung der anisotropen Schichten erlischt. Gleichzeitig zerfallen die Muskelfasern in kleinere rundliche Trümmer, die schliefslich ebenfalls der Auflösung anheimfallen (Fig. 141). In ganz analoger Weise dürften die Prozesse der Histolyse auch in den meisten anderen Fällen verlaufen, z. B. bei der Rückbildung der larvalen Organe der Insekten, der Muskeln des Lachses, der Thymusdrüse des Menschen etc. Jedoch geht aus den Untersuchungen von Metschnikoff [1]), Kowalevsky [2]) und anderen hervor, dafs bei manchen Insekten, besonders bei Fliegenmaden, wo die Rückbildung der larvalen Gewebe ungeheuer schnell vor sich geht, die Histolyse wesentlich von den Leukocyten mit besorgt wird, indem diese kleinen „Phagocyten“ die noch nicht zerfallenen Gewebezellen auffressen. Immerhin wird man auch hier voraussetzen müssen, dafs die Einleitung der Histolyse von seiten der Gewebezellen selbst ausgeht, und dafs die Leukocyten erst die bereits zu atrophieren beginnenden Zellen auffressen. Der ganze Unterschied liegt dann, wie das auch Korotneff [3]) hervorgehoben hat, darin, dafs da, wo es sich um eine möglichst schnelle Beseitigung der Gewebe handelt, die Leukocyten eine energischere Tätigkeit entfalten und früher damit beginnen. Zu den Atrophien im normalen Leben gehören ferner auch die Erscheinungen der „senilen Atrophie“, die in einer sehr langsamen und stetig fortschreitenden Rückbildung der verschiedensten Gewebe besteht und im höheren Greisenalter niemals ausbleibt.

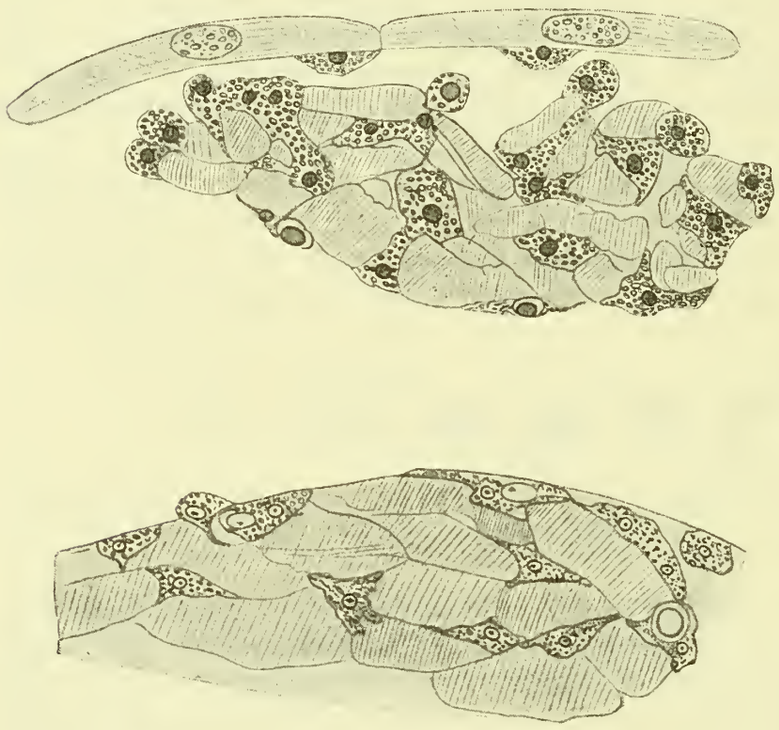


Fig. 142. Muskelfaserfragmente bei der Metamorphose der Fliegenmade von Leukocyten zerstört. Die dunkleren, grau gekörnten Zellen sind die Leukocyten. Nach Kowalevsky.

Den normalen Atrophien reihen sich die pathologischen an, die am Organismus auftreten, wenn Erkrankungen die geeigneten Be-

---

[1]) Metschnikoff: „Untersuchungen über die intrazelluläre Verdauung bei wirbellosen Tieren.“ In Arbeiten d. zool. Inst. d. Univ. Wien 1883.

[2]) Kowalevsky: „Beiträge zur nachembryonalen Entwicklung der Musciden.“ In Zool. Anzeiger 1885. — Derselbe: „Beiträge zur nachembryonalen Entwicklung der Musciden.“ Teil I. In Zeitschr. f. wiss. Zool. 45, 1887.

[3]) A. Korotneff: Histolyse und Histogenese des Muskelgewebes bei der Metamorphose der Insekten.“ In Biol. Zentralbl. Bd. 12, 1892.

dingungen dafür geschaffen haben. So atrophieren z. B. die Muskeln des Unterschenkels beim Menschen, wenn das Kniegelenk infolge einer Erkrankung verknöchert und unbeweglich geworden ist. Solche Atrophien, die infolge des Nichtgebrauchs eines Organes eintreten, werden als „Inaktivitäts-Atrophien“ bezeichnet. Die Prozesse bei diesen pathologischen Atrophien sind im grofsen und ganzen dieselben, die wir bereits kennen gelernt haben, doch zeigen sich bisweilen noch einige merkwürdige Erscheinungen. So hat man z. B. vielfach in Muskeln, die aus irgend einer Krankheitsursache atrophierten, eine ganz ungeheure Vermehrung der Muskelkerne gefunden, während Looss mit Sicherheit feststellen konnte, dafs bei der Muskelatrophie des histolytischen Kaulquappenschwanzes die Kerne weder vermehrt noch vermindert waren. Ferner sind die aus Krankheitsursachen atrophierenden Gewebe in der Regel anfangs viel fester und derber als die Gewebe, welche der normalen Histolyse verfallen, ein Umstand, der vielleicht in der bedeutend längeren Dauer der pathologischen Atrophie begründet ist, wobei die aufgelösten Massen mehr Zeit haben,

Fig. 143. Degeneration der Leukocyten bei akuter Leukämie.
I und *II* normale Leukocyten, die dunkle Masse der Zellkern, der helle Saum das Protoplasma. *III—VII* Auflösungsstadien. Nach Gumprecht.

abzufliefsen. Allein, das sind alles nur speziellere, accessorische Momente. Die Degeneration der Leukocyten hat besonders Gumprecht[1]) vor kurzem eingehend bei der akuten Leukämie verfolgt. Sie ist insofern interessant, als sich dabei die Auflösung des Zellkerns in einer sehr einfachen Weise vollzieht. Die Kernmembran geht zu Grunde, der Inhalt des Kerns mischt sich mit dem Protoplasma, die chromatische Substanz wird blasser und blasser, bis der ganze Leukocyt eine homogene Masse vorstellt, die unter Aufquellung und Vakuolenbildung zerfliefst (Fig. 143).

Den Atrophien können wir eine Reihe von Absterbeprozessen anfügen, die in der Pathologie unter dem gemeinschaftlichen Namen der „Nekrosen“[2]) zusammengefafst werden, obwohl sie wenig

[1]) Gumprecht: „Leukocytenzerfall im Blute bei Leukämie und bei schweren Anämien.“ In Deutsch. Arch. f. klin. Medizin 1896.

[2]) Vergl. Cohnheim: „Vorlesungen über allgemeine Pathologie.“ II. Auflage. Berlin 1882. — Ernst Ziegler: „Lehrbuch der allgemeinen und speziellen pathologischen Anatomie und Pathogenese.“ Jena 1881.

Ähnlichkeit untereinander haben, die aber im allgemeinen mehr akut verlaufen als die Atrophien.

Unter den verschiedenen nekrotischen Prozessen können wir mehrere Hauptformen unterscheiden, die durch bestimmte Eigentümlichkeiten charakterisiert sind. Eine dieser Hauptformen ist die Vertrocknung oder der „trockene Brand“. Bei dieser Form der Nekrose schrumpfen die Gewebezellen unter Flüssigkeitsverlust zu festen, lederartigen Massen zusammen, so dafs die Gewebe trocken, hart und bröcklig erscheinen, wenn der Prozefs sein Ende erreicht hat. Die Vertrocknung kommt sowohl normal vor beim Eintrocknen des Nabelschnurrestes der neugeborenen Kinder als auch unter pathologischen Verhältnissen, wie z. B. nach Verbrennen oder Erfrieren der Finger- und Zehenspitzen, besonders im Greisenalter, sowie bei der Mumifikation von Embryonen, die sich, statt im Uterus, in der Bauchhöhle des Tieres oder Menschen entwickeln und, da sie nicht geboren werden können, im Leibe der Mutter absterben. Solche Embryonen nehmen allmählich eine harte, mumienartige Konsistenz an, weil die in ihnen enthaltene Flüssigkeit vom mütterlichen Körper resorbiert wird. Eine zweite Hauptform der Nekrose ist die zuerst von Weigert[1]) eingehend untersuchte Koagulationsnekrose und besteht darin, dafs die Eiweifskörper der betreffenden Gewebezellen gerinnen. Man kann zu den Koagulationsnekrosen schon die gewöhnliche Totenstarre der absterbenden Muskeln rechnen, obwohl Weigert selbst sie davon trennt, da er für das Zustandekommen der Koagulationsnekrosen die Mitwirkung von Lymphe für unerläfslich hält. Allein im Prinzip haben wir schon bei der Totenstarre, welche den absterbenden Muskel unter allmählicher Kontraktion in ein starres Organ verwandelt und so die steife und starre Beschaffenheit der Leichen bedingt, wenn auch vorübergehend, denselben Vorgang; denn das Myosin, der für den Muskel charakteristische Eiweifskörper, welcher im lebendigen Muskel gelöst enthalten ist, gerinnt beim Absterben und erzeugt so die Totenstarre, die sich dann erst infolge anderer Umsetzungen im Muskel unter Erschlaffung desselben wieder löst. Aber auch eine typische Koagulationsnekrose im Sinne Weigerts kommt unter pathologischen Verhältnissen, besonders im Anschlufs an fieberhafte Krankheiten, wie Typhus etc., beim Muskel vor: das ist die sogenannte „wachsartige Degeneration“, die in einer Gerinnung

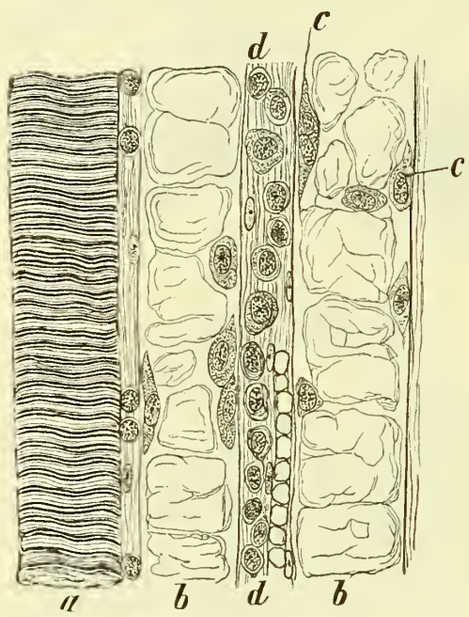


Fig. 144. Wachsartige Degeneration der Muskeln bei Typhus abdominalis. *a* Quergestreifte, normale Muskelfaser, *b* in wachsartige Schollen zerfallene Fasern, *c* Muskelkerne, *d* Bindegewebe. Nach Ziegler.

[1]) Weigert: „Über pockenähnliche Gebilde in parenchymatösen Organen und deren Beziehungen zu Bakterienkolonien.“ Breslau 1875. — Derselbe: „Über Croup und Diphtheritis. Ein experimenteller und anatomischer Beitrag zur Pathologie der spezifischen Entzündungsformen.“ In Virchows Arch. Bd. 70, 1877. Daselbst ferner Bd. 72 u. 79.

der Muskelsubstanz unter Verlust ihrer Querstreifung und Zerklüftung in wächsern erscheinende Schollen besteht (Fig. 144). Ähnliche Koagulationsprozesse treten auch in den anderen Gewebezellen, besonders bei starken Entzündungen der Schleimhäute, wie bei Diphtherie des Rachens etc., auf. Zu den Koagulationsnekrosen im weiteren Sinne können wir schliefslich auch diejenigen Erscheinungen des Zelltodes rechnen, welche eintreten, wenn wir lebendige Gewebe behufs anatomischer oder histologischer Konservierung mit Gerinnung erzeugenden Flüssigkeiten, wie Mineralsäuren, Alkohol, Sublimat etc., übergiefsen. Das sind die akutesten Fälle des Zelltodes überhaupt, und gerade darum eignen sich diese Flüssigkeiten zum Abtöten und Konservieren besonders gut, denn die lebendige Zelle wird hierbei plötzlich vom Tode überrascht, so dafs sie nicht erst Zeit hat, sich in tiefergehender Weise zu verändern, sondern in einer den lebendigen

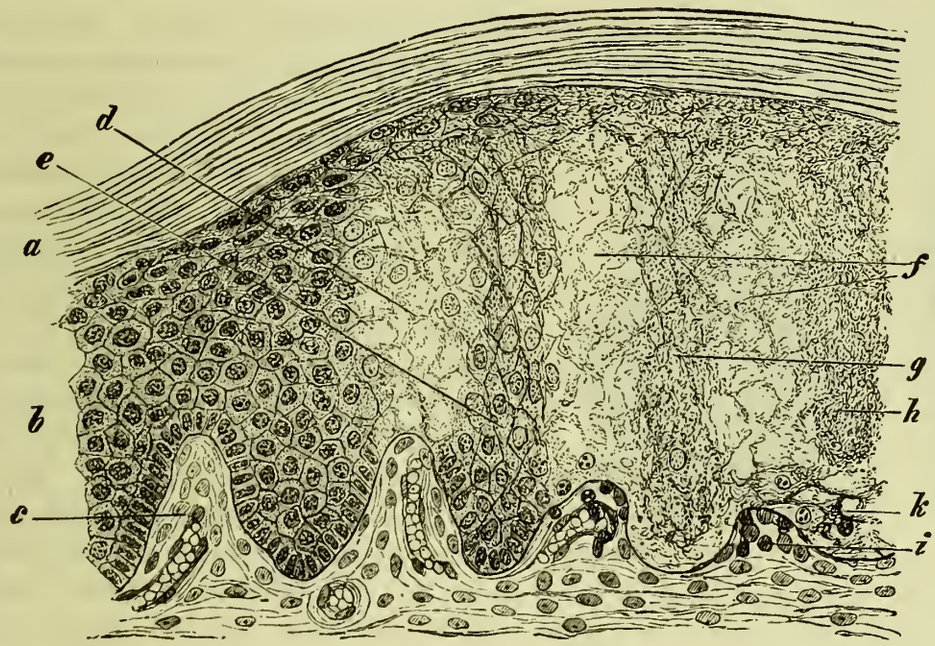


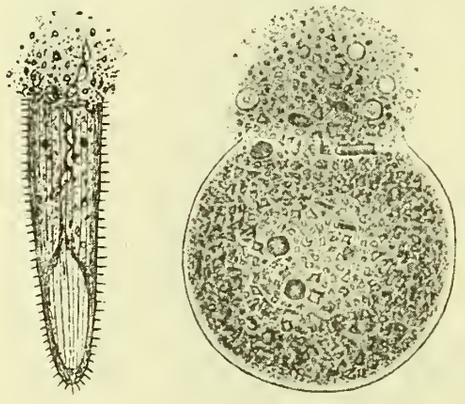
Fig. 145. Kolliquation am Rande einer Brandblase. *a* Hornschicht der Epidermis, *b* Rete Malpighii der Epidermis, *c* normale Hautpapillen, *d* aufgequollene und zum Teil schon verflüssigte Zellen, *e* teilweise noch normale Zellen, *f* Verflüssigungsherd, *g* und *h* aufgequollene Zellen mit zerstörtem Kern, *i* eingesunkene Papillen, *k* geronnenes Exsudat. Nach Ziegler.

Verhältnissen ziemlich ähnlichen Beschaffenheit momentan fixiert wird. Eine dritte Form der Nekrose, die Kolliquation, verläuft so, dafs eine vollkommene Verflüssigung der getroffenen Gewebezellen eintritt, indem ihr Protoplasma in einen körnigen Detritus zerfällt, und die Zellkerne und Zellgrenzen sich auflösen, bis das Gewebe in einen flüssigen Brei umgewandelt ist. Solche Erweichungen kommen namentlich bei der Blasenbildung nach Verbrennung zu stande (Fig. 145) und können sich häufig mit Koagulationserscheinungen kombinieren. Überhaupt kommen nicht selten verschiedene Formen der Nekrose kombiniert vor, und besonders werden sie noch durch sekundäre Momente kompliziert, wie z. B. durch die Fäulnis. Im letzteren Falle entstehen die Erscheinungen des feuchten Brandes, der Gangrän, der Verwesung etc., die alle durch die Einwirkung von Fäulnisbakterien auf nekrobiotische Gewebe hervorgerufen werden und zum

Teil erst postmortale Erscheinungen vorstellen. Es sind ferner noch einzelne Formen der Nekrose mehr oder weniger gut von der Pathologie charakterisiert worden, indessen beruhen diese Begriffe der Pathologie weniger auf der Untersuchung der mikroskopischen Vorgänge in der Zelle selbst als vielmehr auf der makroskopischen Erscheinung des Endergebnisses, das naturgemäfs von den verschiedensten, nicht durch die reinen Erscheinungen des Zellentodes unmittelbar bedingten Nebenumständen abhängig ist.

Endlich können wir den Atrophien und Nekrosen noch eine Reihe von Erscheinungen anschliefsen, die sich beim Absterben von Zellen in wässerigen Medien in der ganzen Organismenwelt weit verbreitet finden: das sind die Erscheinungen des körnigen Zerfalls[1]). Das Gemeinschaftliche aller Arten des körnigen Zerfalls liegt darin, dafs am Ende des Prozesses die betroffene Zelle einen mehr oder weniger lose zusammenhängenden Haufen von einzelnen Körnchen bildet.

Am leichtesten können wir den körnigen Zerfall bei manchen Infusorien beobachten, wenn ihr Protoplasma besonders wasserreich ist. Das ist z. B. bei dem grofsen walzenförmigen Spirostomum ambiguum der Fall, das aufserdem eine sehr wenig feste Oberflächenschicht seines Exoplasmas besitzt. Bringt man solchen Infusorien eine Wunde bei, indem man sie unter dem Mikroskop durch einen Schnitt in zwei Teile schneidet, so ereignet es sich sehr häufig, dafs die Teilstücke von der Wundfläche her förmlich zerstieben. Man kann den Tod mit den Augen verfolgen, wie er, einem glimmenden Funken gleich, der an einer Zündschnur dahinläuft und nur ein loses Aschenhäufchen hinter sich zurückläfst, über den ganzen Infusorienkörper kriecht, Teilchen nach Teilchen ergreifend, Wimper nach Wimper in ihrer ungestörten Tätigkeit überraschend und mitten aus dem frischen Leben zum ewigen Stillstand zwingend, bis in einen toten Körnerhaufen verwandelt ist, was eben noch in lebendiger Bewegung begriffen war (Fig. 146).



I *II*

Fig. 146. Körniger Zerfall. *I* Stück eines Spirostomums von der Wundstelle her zerfallend. *II* Pelomyxa auf Überreizung von einer Seite her zerfallend.

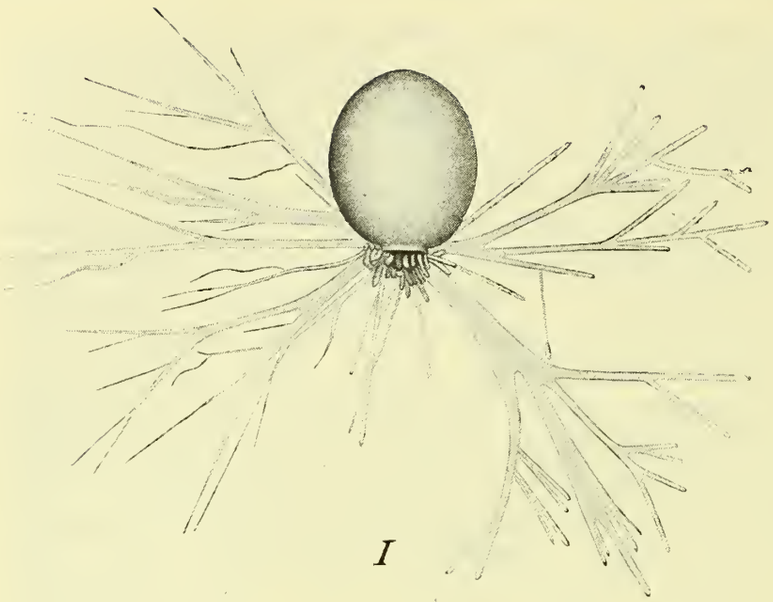
Indessen diese sehr akut verlaufenden Fälle an Infusorienzellen, die das Interesse jedes Beobachters fesseln, der sie zum ersten Male sieht, sind für das Studium der feineren Vorgänge im Protoplasma deshalb nicht sehr geeignet, weil es sich bei der schon von vornherein sehr körnerreichen Beschaffenheit des Protoplasmas nur schwer entscheiden lässt, wie weit das Körnermaterial der zerfallenen Massen sich aus den schon präformierten Körnern rekrutiert, und wie weit es als solches erst direkt durch den Absterbeprozefs gebildet wird. Aufserordentlich günstig sind dagegen in dieser Beziehung die vollkommen hyalinen und absolut körnerfreien Protoplasmamassen mancher Rhizo-

[1]) Verworn: „Der körnige Zerfall. Ein Beitrag zur Physiologie des Todes.“ In Pflügers Arch. d. ges. Physiol. Bd. 63, 1896.

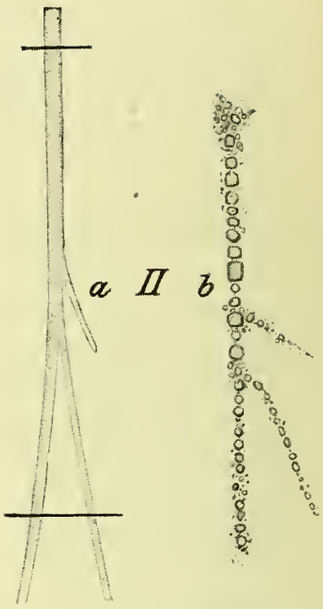
poden, z. B. des marinen Hyalopus Dujardinii (Fig. 147 *I*). Schneidet man unter dem Mikroskop mit einem feinen Messer eines der glatten, klaren Pseudopodien ab, so beginnt dasselbe von der Schnittstelle her allmählich mehr und mehr zu zerfallen (Fig. 147 *II* und *III*). Je nach der Dicke und Gröfse der abgeschnittenen Masse sieht man dann entweder bald oder erst im Verlauf einiger Stunden statt der durchsichtigen Protoplasmamasse einen Haufen von kleinen Körnchen and Kügelchen, zwischen denen noch vereinzelt etwas gröfsere runde Tröpfchen von hyalinem Protoplasma (Fig. 147 *III D*, *b*) sowie bisweilen eine oder wenige matte runde durchsichtige Blasen (Fig. 147 *III D a*) liegen, alles locker zusammengehalten durch eine sehr feine, lose, schleimige Masse. Hier ist also jeder Zweifel ausgeschlossen, dafs dieser Haufen von Körnchen und Kügelchen entstanden ist durch Umbildung einer ursprünglich vollkommen klaren Masse lebendiger Substanz. Eine interessante Tatsache zeigt sich aber erst bei Untersuchung dieses Prozesses mit stärkeren Vergröfserungen. Die Pseudopodien des Hyalopus lassen nämlich im normalen Leben der Zelle schon einen charakteristischen Unterschied in dem Verhalten ihres Protoplasmas bei der Expansionsphase einerseits und der Kontraktionsphase anderseits erkennen. Während das Protoplasma bei der Ausstreckung vollkommen homogen erscheint, nimmt es bei der Einziehung die typische Wabenstruktur im Sinne Bütschlis[1]) an und wird, wenn die Kontraktion, z. B. infolge einer Reizung, sehr stark wird, an der Oberfläche höckerig und wulstig (Fig. 147 *V* und *VI*). Bei der Entwicklung des körnigen Zerfalls zeigt sich nun genau dieselbe Erscheinung wie bei der Kontraktion: das Protoplasma beginnt Wabenstruktur anzunehmen. Das ist die Einleitung des körnigen Zerfalls, denn die Wabenwände ziehen sich nun mehr und mehr höckerig und klumpig zusammen, zerreifsen hier und da und runden sich schliefslich zu kleinen Kügelchen und Tröpfchen ab, die nur durch die schleimige Flüssigkeit der geplatzten Vakuolen, welche häufig zu einer gröfseren Schleimblase zusammenfliefst, als loser Körnerhaufen aneinandergehalten werden (Fig. 147 *IV*). Hier beruht der körnige Zerfall also auf einer über das Maximum hinaus entwickelten Kontraktion.

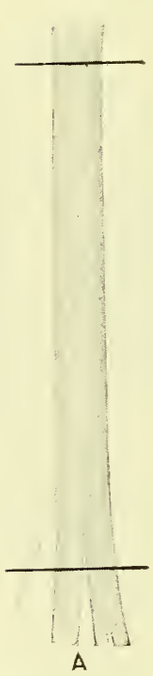
Diese Tatsache ist von grofsem Interesse; denn wenn wir vergleichend die histolytischen Prozesse an verschiedenen Zellen verfolgen, so finden wir das gemeinsame Gesetz, dafs alle Elemente, deren Kontraktilität deutlich zum Ausdruck kommen kann, also vor allem sämtliche nackten Protoplasmamassen, wie Rhizopoden, Protoplasmatropfen von Gewebezellen etc., ferner kontraktile Fibrillen, Muskelfasern etc., ausnahmslos in der Kontraktionsphase absterben. Amöben und Leukocyten nehmen (Fig. 148), wie bei jeder Kontraktion, mehr oder weniger vollkommene Kugelgestalt an (Fig. 148 *B*); Rhizopoden mit langen Pseudopodien ziehen ihre Pseudopodien ein und werden klumpig, oder die fadenförmigen Pseudopodien werden varikös und zerfallen selbst zu kleinen Kügelchen (Fig. 149). Protoplasmafetzen aus dem Innern irgend welcher formbeständigen Zellen, etwa Pflanzenzellen oder Gewebezellen oder auch freilebender Zellen, runden sich stets zu kugeligen Tropfen ab (Fig. 37 *a* pag. 101). Kontraktile Fibrillen und Muskelfasern gehen in Totenstarre über, d. h. sie kon-

[1]) Vergl. pag. 93.

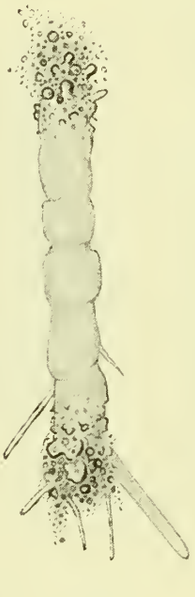


I





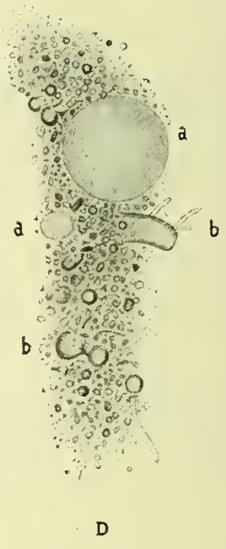
A



B

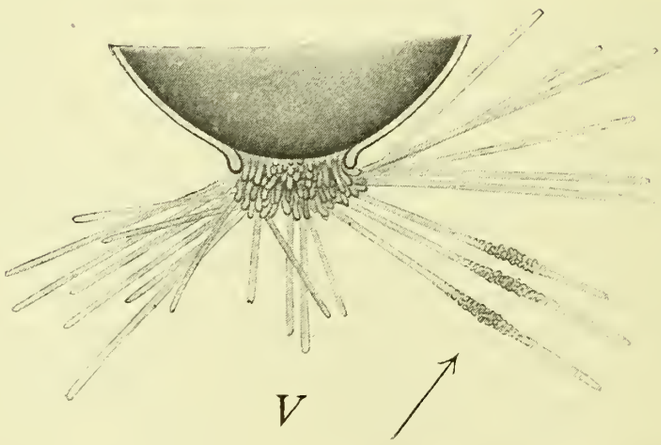
C

III

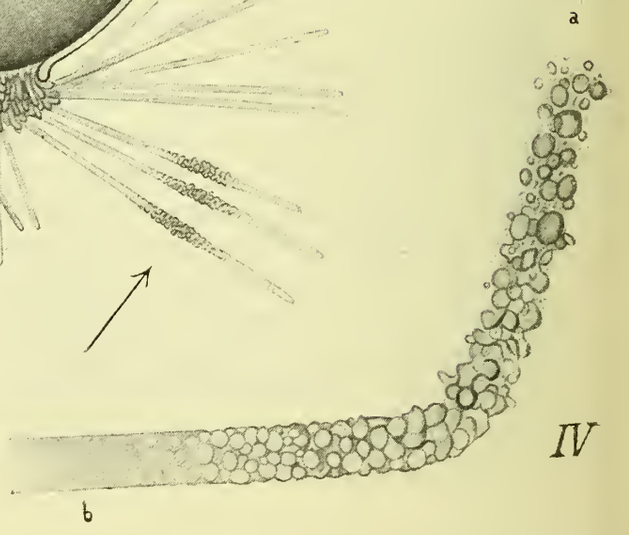


D

VI



V



IV

Fig. 147. Hyalopus (Gromia) Dujardinii, körniger Zerfall. *I* Ganzes Individuum. Aus der eiförmigen, membranartigen Schale ragen zahlreiche Pseudopodien hervor, die links in Einziehung begriffen sind. *II* und *III* abgeschnittene Pseudopodien, an denen sich der körnige Zerfall entwickelt. Die Protoplasmakügelchen und -Tröpfchen werden nur noch durch eine lockere, schleimige Bindemasse lose zusammengehalten. Zwischen ihnen zerstreut liegen noch einzelne gröfsere hyaline Protoplasmatröpfchen (*III D b*), sowie einzelne gröfsere Schleimkugeln (*III D a*). *IV* Pseudopodium, das bei *a* abgeschnitten ist und von hier aus körnig zerfällt. Stärkere Vergröfserung. Bei *a* ist der körnige Zerfall schon vollständig, die Kugeln sind schon isoliert, bei *b* erst der Beginn des Zerfalls, der durch die Vakuolenbildung eingeleitet wird. Zwischen beiden Punkten alle Übergangsstufen. *V* Schalenöffnung des Hyalopus mit ausgestreckten Pseudopodien, von denen drei an der Stelle des Pfeiles gereizt sind und einen höckerigen Contour angenommen haben. *VI* Reizstelle eines Pseudopodiums stärker vergröfsert. Man sieht Vakuolen, deren Wandprotoplasma sich höckerig und klumpig zusammengezogen hat. Der Vergleich zeigt die Übereinstimmung mit *IV*.

trahieren sich noch ein letztes Mal (pag. 142), und erst wenn die Totenstarre vorbei, wenn der Tod vollendet ist, werden sie passiv wieder gestreckt durch die Wirkung elastischer Elemente. Kurz, überall finden wir, dafs alles Protoplasma, dessen Kontraktilität überhaupt zum Ausdruck kommen kann, im Kontraktionszustande abstirbt.

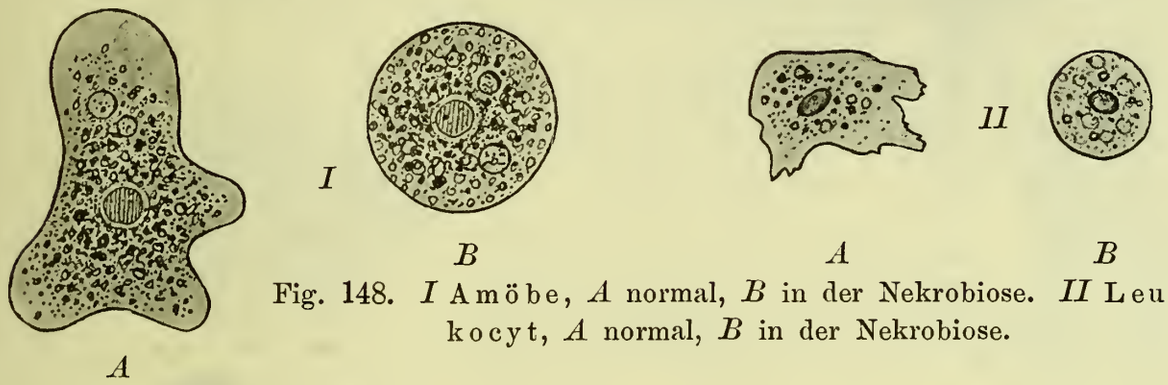


Fig. 148. *I* Amöbe, *A* normal, *B* in der Nekrobiose. *II* Leukocyt, *A* normal, *B* in der Nekrobiose.

Es wäre ein sehr lohnendes Unternehmen, auch noch andere, allen histolytischen Prozessen gemeinsame Eigentümlichkeiten durch eine vergleichende Untersuchung der nekrobiotischen Erscheinungen festzustellen, wobei, wie Israel[1]) in jüngster Zeit in seinen Untersuchungen über den Tod der Zelle mit Recht hervorgehoben hat, die Art der Todesursache und die Dauer der Nekrobiose besonders zu berücksichtigen wäre. Nur durch eine vergleichende Geschichte des Todes kann ein Verständnis der nekrobiotischen Erscheinungen, das bis jetzt noch wenig entwickelt ist, mit der Zeit erhofft und damit zugleich auch die Kenntnis des Lebensvorgangs selbst gefördert werden.

2. Metamorphotische Prozesse.

Die metamorphotischen Prozesse sind den einfachen histolytischen Vorgängen gegenüber sehr deutlich dadurch charakterisiert, dafs der Stoffwechsel der Zelle nicht einfach mehr oder weniger langsam oder plötzlich stehenbleibt, sondern dafs er vorher in eine perverse Bahn

[1]) O. Israel: „Biologische Studien mit Rücksicht auf die Pathologie. III. Oligodynamische Erscheinungen an pflanzlichen und tierischen Zellen.“ In Virchows Arch. f. pathol. Anat. u. Physiol. etc. Bd. 147, 1897. — Derselbe: „Über den Tod der Zelle.“ In Berl. klin. Wochenschr. 1897, Nr. 8.

einlenkt, in der Weise, dafs Stoffe, die in der normalen Zelle entweder gar nicht gebildet werden oder nur als Zwischenstufen entstehen, in gröfserer Menge infolge der Stoffwechselstörung von der Zelle produziert werden und sich hier anhäufen, bis die Zelle zu Grunde gegangen ist. Die häufigsten, bekanntesten und für die Pathologie wichtigsten Formen der metamorphotischen Prozesse sind die „fettige Degeneration“ oder „Fettmetamorphose“, die „schleimige Degeneration“, die „amyloïde Degeneration“ und die „Verkalkung“.

Wenn wir zunächst die Erscheinungen der Fettmetamorphose ins Auge fassen, so müssen wir einer Verwechslung mit scheinbar ähnlichen Vorgängen vorbeugen, nämlich mit der Fettablagerung oder Fettinfiltration bei der Mästung, bei der Fettsucht etc. Auch

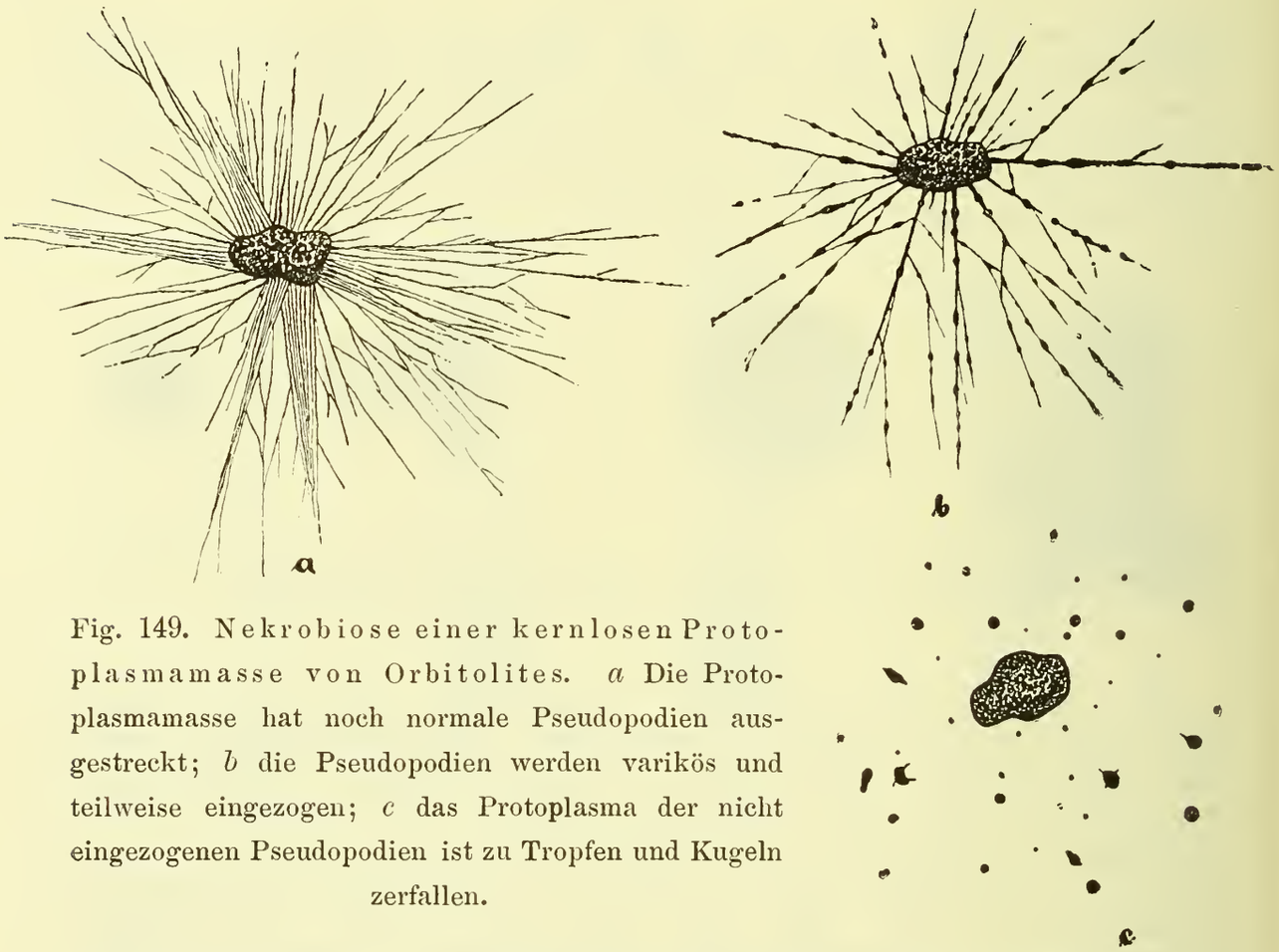


Fig. 149. Nekrobiose einer kernlosen Protoplasmamasse von Orbitolites. *a* Die Protoplasmamasse hat noch normale Pseudopodien ausgestreckt; *b* die Pseudopodien werden varikös und teilweise eingezogen; *c* das Protoplasma der nicht eingezogenen Pseudopodien ist zu Tropfen und Kugeln zerfallen.

bei diesen letzteren Vorgängen finden wir eine grofse Anhäufung von Fett in den betreffenden Zellen, aber dieses Fett ist nicht durch eine Störung des Stoffwechsels der Zelle selbst entstanden und abgelagert, sondern das Fett oder seine Konstituenten sind von aufsen her in die betreffenden Zellen hineingelangt und hier abgelagert worden. Wird dem Körper durch die Nahrung viel Fett zugeführt oder Stoffe, aus denen Fett gebildet werden kann, so lagert sich dieses „Mästungsfett“ mit Vorliebe an bestimmten Orten des Körpers innerhalb der Zellen ab, so z. B. in den Zellen des Unterhautbindegewebes, und so entsteht die Fettleibigkeit, der „panniculus adiposus“. Freilich ist nicht ausgeschlossen, dafs bei der Fettleibigkeit in vielen Fällen auch pathologisch im Körper entstandenes Fett in die Zellen des Unterhautbindegewebes hineingelangt und dort abgelagert wird. Aber immer handelt es sich dabei um eine „Fettinfiltration“ der Zellen von aufsen

her. Demgegenüber wird bei der „Fettmetamorphose“ das Fett innerhalb der Zelle selbst und auf Kosten ihrer lebendigen Substanz gebildet und an Ort und Stelle angehäuft, bis die Zelle mit lauter feineren oder gröberen Fetttröpfchen durchsetzt ist und zu Grunde geht. Solche Fettmetamorphose, die mit dem Tode und Zerfall der Zelle endigt, kommt schon als normale Erscheinung im gesunden Körper an bestimmten Stellen vor, so unter anderem in den Zellen der Milchdrüsen zur Zeit, wenn dieselben Milch sezernieren, wenn die Frau stillt. Zu dieser Zeit findet man, wie in den Drüsenläppchen der Brüste die älteren Zellen in ihrem Protoplasma mikroskopische Fetttröpfchen erscheinen lassen (Fig. 150), die immer mehr und mehr an Zahl zunehmen, während das Protoplasma selbst allmählich abstirbt, bis die Zelle zu einem rundlichen Tröpfchen geworden ist, das voller kleiner Milchkügelchen steckt. Das abgestorbene Protoplasma zerfällt allmählich, die Fettkügelchen werden frei, und die ganzen Massen, d. h. die Fettkügelchen in ihrer Flüssigkeit, werden sezerniert als „Milch“, denn die Milch ist weiter nichts als eine Emulsion von Butterfett in einer Lösung von Salzen, Eiweifskörpern, Zucker etc. Den alten, fettig degenerierten und zerfallenen Drüsenzellen rücken die jüngeren nach, machen dieselben Veränderungen durch, und so geht der Prozefs

Fig. 150.

Fig. 150. Fettmetamorphose bei der Milchbildung in den Drüsenläppchen der Brustdrüse. Nach Virchow.

Fig. 151. Fettmetamorphose der Herzmuskelzellen. Die Körnchen in den Zellen bestehen aus Fett. Nach Ziegler.

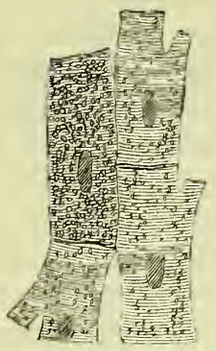


Fig. 151.

der Milchbildung ununterbrochen in gröfstem Umfange weiter. Was in den Zellen der Milchdrüsen als normaler Prozefs auftritt, kommt aber unter pathologischen Verhältnissen in viel gröfserer Verbreitung in den verschiedensten Geweben vor und führt fast immer zu unheilbaren und tödlichen Verlusten, weil durch jüngere, nachrückende Zellen in der Regel kein Ersatz geschaffen wird. „Wenn jemand“ — sagt Virchow[1]) — „statt in der Milchdrüse im Gehirn Milch fabriziert, so gibt dies eine Form der Hirnerweichung. Derselbe Prozefs, welcher an einem Orte die glücklichsten, ja, die süfsesten Resultate liefert, bringt an einem anderen einen schmerzlichen und bitteren Schaden mit sich.“ Namentlich treten solche fettigen Degenerationen bei langandauernden chronischen Krankheiten, wie Tuberkulose, Herzkrankheiten, Nierenkrankheiten etc., in Niere, Herz, Leber etc. auf (Fig. 151), und ihre Ursachen liegen immer in Ernährungsstörungen, vor allem in der Störung der Sauerstoffzufuhr durch das Blut. Wird nämlich der Zelle nicht genug Sauerstoff zugeführt, oder ist ihre Sauerstoffaufnahmefähigkeit aus anderen Gründen herabgesetzt, so wird das Fett, das in Spuren wahrscheinlich in den meisten Zellen entsteht, nicht, wie es normalerweise geschieht, verbrannt, d. h. oxydiert,

[1]) Rudolf Virchow: „Die Zellularpathologie“ etc. IV. Aufl. Berlin 1871.

sondern es kommt zur Ablagerung und häuft sich zu grofsen Mengen an. Deshalb tritt auch bei Gewohnheitstrinkern und nach Phosphorvergiftung, wo infolge des aufgenommenen Alkohols oder Phosphors die Sauerstoffaufnahme verringert ist, stets eine bedeutende Fettmetamorphose der Gewebe, besonders der Leberzellen, ein, und die Pathologie kennt eine ganze Reihe von Fällen, wo sich die Fettmetamorphose auf die gleichen Ursachen zurückführen läfst. Von dem Ursprung des Fettes schliefslich können wir vorläufig noch nicht mit voller Sicherheit sagen, ob er bei den Prozessen der Fettmetamorphose im Zerfall des Eiweifses liegt. Wir wissen zwar, dafs beim Zerfall des Eiweifsmoleküls stickstoffhaltige und stickstofffreie Atomkomplexe auftreten. Ob aber unter den letzteren im tierischen Organismus auch Fett erscheinen kann, ist, wie bereits an anderer Stelle[1]) bemerkt, eine heute noch nicht mit Sicherheit entschiedene Streitfrage. Immerhin scheinen manche Tatsachen für eine Entstehung von Fett aus Eiweifs bei der Fettmetamorphose zu sprechen. So ist z. B. für den speziellen Fall der Fettmetamorphose nach Phosphorvergiftung Leo[2]) durch seine bereits angeführten Versuche zu dem Ergebnis gekommen, dafs das Fett erst im Körper entsteht. Da man nun gefunden hat, dafs nach Phosphorvergiftung die Ausscheidung von Harnstoff bedeutend vermehrt ist, so liegt es nahe, den Schlufs zu ziehen, dafs das Eiweifs nach der Phosphorvergiftung in stärkerem Mafse zerfällt, und dafs der stickstofffreie Atomkomplex, welcher beim Zerfall entsteht, das in den Zellen abgelagerte Fett ist, während die stickstoffhaltigen Zerfallsprodukte synthetisch in Harnstoff umgewandelt nach aufsen abgegeben werden. In analoger Weise werden wir uns dann überhaupt bei allen Fettmetamorphosen die Entstehung des Fettes zu denken haben.

Die Erscheinungen der Schleimmetamorphose bilden ein vollkommenes Gegenstück zu denen der Fettmetamorphose. Wie bei der letzteren von der lebendigen Substanz der Zelle Fett gebildet wird, so entsteht bei der ersteren aus ihr Schleim. In vielen Fällen ist der entstehende Schleim echtes Mucin, in anderen sind es Mucinoïdsubstanzen, immer aber handelt es sich dabei um Verbindungen von Eiweifskörpern mit irgend welchen Kohlehydraten[3]). Wir sehen also, dafs bei der Schleimmetamorphose der Ursprung des Schleimes zweifellos im Eiweifs liegt. Auch die Schleimmetamorphose kommt schon normalerweise im gesunden Körper vor, besonders in den Zellen der Schleimhäute des Respirations- und Darmtraktus sowie des Urogenitalsystems. Aber bei der Schleimbildung dieser Schleimzellen geht unter normalen Verhältnissen nie die ganze Zelle zu Grunde, sondern es wird immer nur ein Teil ihres Protoplasmas in Schleim umgewandelt. Fast immer handelt es sich bei den Schleimzellen um zylindrische Zellen, deren Basis den Kern beherbergt, deren oberes Ende die freie Schleimhautoberfläche begrenzt. Immer ist es das obere freie Ende des Zellkörpers, dessen Protoplasma sich dauernd und in verstärktem Mafse bei besonderen äufseren Einwirkungen in Schleim umwandelt, indem es zu einer durchsichtigen Masse mit einzelnen darin liegenden Protoplasmakörnchen aufquillt, die sich dann

[1]) Vergl. pag. 178.

[2]) Leo: „Fettbildung und Fetttransport bei Phosphorintoxikation.“ In Zeitschr. f. physiol. Chemie Bd. 9, 1885.

[3]) Vergl. pag. 115.

ohne Grenze mit den Schleimmassen der benachbarten Schleimzellen zu einer zusammenhängenden Schleimdecke vereinigt. Der untere, den Kern beherbergende Teil des Zellkörpers bleibt dabei dauernd am Leben (Fig. 152) und schiebt nur immer neue Massen von schleimbildender Substanz oder „Mucigen“ nach oben nach, die in demselben Grade, wie sie nachrücken, wieder in Schleim verwandelt werden. Eine vollständige Umwandlung des ganzen Zellkörpers in Schleim unter Zugrundegehen der Zelle selbst kommt aber besonders häufig unter pathologischen Verhältnissen am menschlichem Körper vor. Es sind das die namentlich bei schweren Katarrhen auftretenden Schleimmetamorphosen der Epithelzellen, Leukocyten etc., bei denen die betreffenden Zellen unter Aufquellung und Umwandlung ihrer lebendigen Substanz in Schleim zu Grunde gehen (Fig. 153). Um einen prinzipiell ganz anderen Vorgang scheint es sich bei den merkwürdigen Erscheinungen der Verschleimung zu handeln, die bei gewissen wirbellosen Tieren schon seit längerer Zeit bekannt sind. Bei manchen Formen der zu den Echinodermen oder Stachelhäutern gehörigen Seegurken oder Holothurien, jenen plumpen Tierformen, deren gurkenähnlicher Körper von einer derben, braunen, lederartigen Haut bedeckt ist, sieht man die dicke Haut, welche den ganzen Körper des Tieres sackartig umgibt, nach starken äufseren Insulten einer vollständigen Verschleimung verfallen. Legt man z. B. die im Mittelmeer lebende Holothuria Poli an die Luft, so beginnt die dicke, harte Lederhaut sich allmählich in einen fadenziehenden Schleim zu verflüssigen und ist nach einigen Stunden bereits vollständig erweicht. Wenn man ein herausgeschnittenes Stück der Lederhaut mit feinen Nadelstichen durchbohrt, kann man, wie Semper[1]) berichtet, diese schleimige Verflüssigung noch schneller herbeiführen, denn um jeden Stich herum beginnt die Haut momentan unter Aufquellung schleimig zu zerfallen, so dafs das ganze Stück schliefslich in eine dickflüssige Masse verwandelt ist, die, wenn man sie berührt, seidenglänzende Fäden zieht. Manche Arten der Holothuriengattung Stichopus können in ganz kurzer Zeit ihre Haut in einen zähen Schleim verwandeln. Nach den soeben veröffentlichten Untersuchungen von Lindemann[2]) sind es nun hier nicht die Zellen der Haut, welche einer Schleimmetamorphose unterliegen, sondern es ist die von den Zellen produzierte Interzellularsubstanz, welche eine schleimige Verflüssigung erleidet. Diese Interzellularsubstanz, die eine dem Knorpel nahestehende chemische Beschaffenheit zu haben scheint, hängt in ihrer Konsistenz

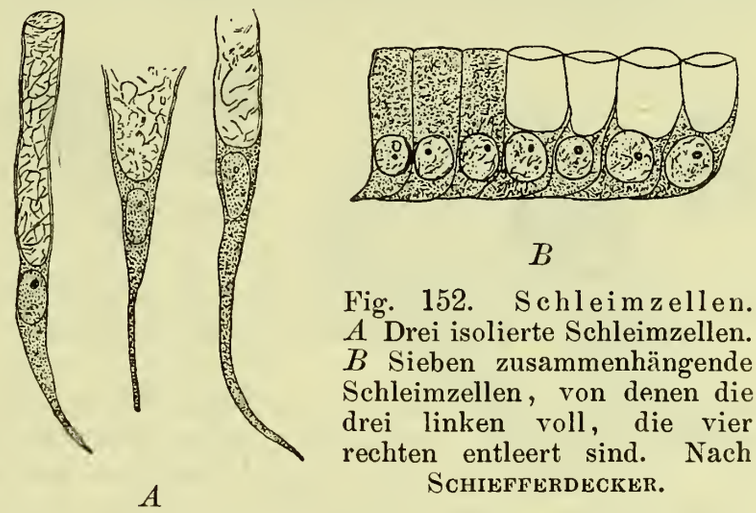


Fig. 152. Schleimzellen. *A* Drei isolierte Schleimzellen. *B* Sieben zusammenhängende Schleimzellen, von denen die drei linken voll, die vier rechten entleert sind. Nach Schiefferdecker.

[1]) C. Semper: „Reisen im Archipel der Philippinen. Teil 1, Bd. 1: Holothurien.“ Leipzig 1868.

[2]) W. Lindemann: „Über einige Eigenschaften der Holothurienhaut.“ In Zeitschr. f. Biologie. Neue Folge, Bd. 21, 1900.

ganz wesentlich von dem Turgeszenzgrade der in ihr liegenden Zellen ab. Schwache Reize können den Turgor der Zellen bedeutend erhöhen, indem sie bewirken, dafs die Zellen reichlich Wasser aus der Interzellularsubstanz aufnehmen. Durch diese Wasserentziehung wird die Interzellularsubstanz hart wie Knorpel. Wirken auf die knorpelhart gewordene Haut starke Reize, welche das Leben der Zellen selbst vernichten, so tritt das Wasser aus den Zellen wieder in die Interzellularsubstanz, die nun durch reichliche Wasseraufnahme in kurzer Zeit bis zur schleimigen Verflüssigung aufquillt. Die chemische Natur der Interzellularsubstanz bedarf indessen noch einiger weiterer Aufklärung. Jedenfalls aber steht diese überaus merkwürdige Verschleimung der Holothurienhaut im ganzen Organismenreiche vereinzelt da.

Bei den Erscheinungen der Amyloïd-Metamorphose handelt es sich den bisher betrachteten Prozessen gegenüber um die Bildung einer Substanz, die, soviel bisher bekannt, im normalen Körper überhaupt gar nicht vorkommt. Diese wachsartig oder speckartig glänzende Substanz, die der betreffenden Erkrankung auch den Namen der wachsartigen oder speckartigen Degeneration eingetragen hat, wurde von Virchow zuerst als Amyloïdsubstanz bezeichnet, weil sie sich bei Jodfärbung ähnlich wie pflanzliches Amylum und Zellulose verhält, indem sie unter gewissen Bedingungen durch Jod blau gefärbt wird. Später hat man das Amyloïd als einen eiweifsähnlichen Körper erkannt, denn es enthält Stickstoff und gibt gewisse Eiweifsreaktionen, so dafs man es vor der Hand in die Sammelgruppe der albuminoïden Stoffe einreiht. Sehr charakteristisch ist sein Verhalten gegen die Anilinfarbe Methylviolett, unter deren Einwirkung es eine schön rubinrote Färbung annimmt, während gesunde Gewebe nur blau gefärbt werden. Durch seinen Charakter als albuminoïde Substanz deutet das Amyloïd offen seinen Ursprung an. Es kann nur von den Eiweifskörpern der Zelle abstammen, und wir werden, obwohl bisher über die Entstehung des Amyloïds nichts Näheres bekannt ist, doch nicht fehlgehen, wenn wir es als einen metamorphosierten Eiweifskörper betrachten, der von der Zelle nach aufsen ausgeschieden und abgelagert ist. Das Amyloïd scheint nämlich nie in der Zelle selbst zur Ablagerung zu gelangen, vielmehr finden wir es immer in den die Zellen verkittenden Bindesubstanzen, besonders in den Wandungen der kleinen Blutgefäfse (Fig. 154). In demselben Mafse aber, wie die Zellen das Amyloïd absondern, gehen sie selbst zu Grunde, sei es, dafs sie infolge des perversen Stoffwechsels, dessen Produkt eben das Amyloïd ist, absterben, sei es, dafs sie passiv durch die sich zu beträchtlichen Massen anhäufende Amyloïdsubstanz auseinandergerissen, erdrückt, erstickt, getötet werden. Die Amyloïdmetamorphose ist eine sekundäre Krankheitserscheinung, die hauptsächlich im Anschlufs an lange bestehende chronische Krankheiten, wie Tuberkulose, langwierige Eiterungen etc., in den Unterleibsorganen auftritt, vor allem in Milz,

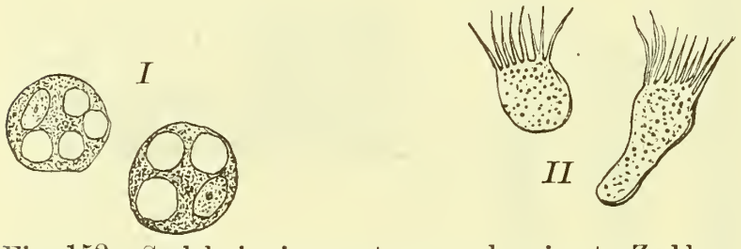


Fig. 153. Schleimig metamorphosierte Zellen. *I* Leukocyten, *II* Flimmerzellen. Nach Ziegler.

Leber, Nieren, Lymphdrüsen. Das weist darauf hin, dafs es sehr allmählich sich entwickelnde und tiefgehende Ernährungsstörungen der Gewebe sind, welche die Zellen in den Zustand versetzen, wo sie ihr Eiweifs allmählich in Amyloïd umwandeln. In neuerer Zeit ist es Davidsohn [1]) und Lubarsch [2]) auch gelungen, eine Amyloïdmetamorphose künstlich hervorzurufen durch Erzeugung von wochenlangen Eiterungen mit Hilfe von Terpentinölinjektionen. Im übrigen bleibt gerade die Amyloïdmetamorphose noch immer einer der rätselhaftesten unter den metamorphotischen Prozessen überhaupt, obwohl sie weit verbreitet ist und eine grofse Bedeutung in der Pathologie besitzt.

In den Erscheinungen der Verkalkung endlich haben wir in gewisser Beziehung ein Gegenstück zu der Amyloïdmetamorphose, denn, wie dort Amyloïdsubstanz, so werden hier Kalksalze von den Zellen gebildet und entweder nach aufsen abgeschieden oder in der absterbenden Zellensubstanz selbst abgelagert. Für die erstere Form haben wir als Analogon im normalen Körper die Knochenbildung. Unsere grofsen Skelettknochen entstehen nämlich aus einer knorpeligen Grundlage dadurch, dafs die Knorpelzellen in die Grundsubstanz hinein Kalksalze, vor allem phosphorsauren und kohlensauren Kalk, abscheiden, der sich in Krümchen immer mehr und mehr aneinanderdrängt, verkittet und so die feste Knochensubstanz liefert, in der die Knochenzellen als sogenannte Knochenkörperchen weiter leben. Dieser selbe Vorgang, der in der Entwicklung des Wirbeltierorganismus durchaus notwendig erscheint, tritt aber auch unter pathologischen Verhältnissen auf, besonders wenn im Greisenalter oder nach bestimmten Erkrankungen die Knorpelscheiben der Gelenke verknöchern. Es treten dann dieselben Erscheinungen auf; nur gehen in der Regel die Zellen, von denen die Kalksalze ausgeschieden werden, später selbst zu Grunde. Neben dieser „Verknöcherung" kommt aber unter pathologischen Umständen auch eine wirkliche Verkalkung der Zellen selbst vor, wobei die Kalksalze innerhalb der absterbenden Zelle zur Ablagerung gelangen, bis zuletzt die lebendige Substanz vollständig verschwunden ist und ihre Stelle von einer zusammengekitteten Kalkmasse eingenommen wird. Das geschieht z. B. in den Arterienwänden, so dafs dieselben brüchig werden und zu Blutergüssen Anlafs geben, die, wenn sie im Gehirn eintreten, Apoplexien, d. h. sogenannte Schlaganfälle, bedingen. Ferner verkalken bei gewissen Gehirnkrankheiten die Ganglienzellen des Gehirns selbst, und man findet z. B. im Gehirn von Blödsinnigen „versteinerte" Ganglienzellen im wahren Sinne des Wortes (Fig. 155 *B*).

Fig. 154. Amyloïde Degeneration der Lebercapillaren. Die Zellen sind durch zwischen ihnen abgelagerte Amyloïdmassen auseinandergedrängt. Nach Ziegler.

Aufser diesen hier angeführten Formen metamorphotischer Prozesse kennt die Pathologie noch eine Reihe anderer, wie die „Pigment-

[1]) C. Davidsohn: Über experimentelle Erzeugung von Amyloïd." In Virchows Arch. f. pathol. Anat. u. Physiol. Bd. 150 pag. 16. 1897.

[2]) O. Lubarsch: „Zur Frage der experimentellen Erzeugung von Amyloïd." Ebenda pag. 471.

atrophie", die „hyaline Degeneration", die „Colloïdmetamorphose" etc., denen aber stets das gleiche Prinzip zu Grunde liegt, dafs der Stoffwechsel der Zellen eine perverse Richtung einschlägt und Stoffe bildet, die normalerweise gar nicht oder nur in geringem Mafse gebildet werden, so dafs schliefslich die Zelle zu Grunde geht. Allein, diese

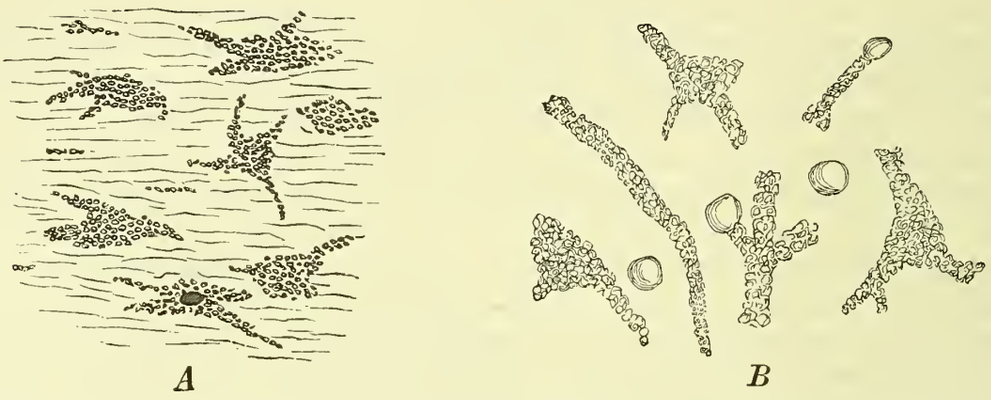


Fig. 155. Verkalkung von Zellen. *A* Verkalkte Zellen in der Wand eines Blutgefäfses. *B* Verkalkte Ganglienzellen aus dem Gehirn eines Blödsinnigen. Nach Ziegler.

Stoffe und ihre Genese sind in den eben genannten Fällen zum Teil noch viel weniger bekannt als in den besprochenen metamorphotischen Prozessen, so dafs es an dieser Stelle nicht nötig erscheint, näher darauf einzugehen.

Überhaupt bedürfen die metamorphotischen Prozesse, vor allem die Genese der dabei entstehenden Stoffe und die Störungen des normalen Stoffwechsels, auf denen sie beruhen, noch sehr der Aufklärung, die freilich erst in dem Mafse zu erwarten ist, wie unsere Kenntnisse über den Stoffwechsel im allgemeinen sich erweitern werden.

B. Die Ursachen des Todes.

So mannigfaltig wie die Erscheinungen, unter denen sich der Tod entwickelt, sind auch die Ursachen, die seinen Eintritt bedingen. Einige der speziellen Ursachen haben wir bereits hier und dort berührt; aber es ist unmöglich, die Ursachen in jedem einzelnen Fall zu behandeln. Dagegen ist es notwendig, etwas genauer auf die allgemeinen Ursachen des Todes einzugehen, weil sich daran die interessante Frage knüpft, ob der Tod überhaupt für alle lebendigen Organismen jene „dira necessitas" ist, die er für den Menschen bildet, mit anderen Worten, ob es auch Organismen gibt, deren Körper unsterblich ist.

1. Äufsere und innere Todesursachen.

Wenn wir von der Tatsache ausgehen, dafs Leben einerseits nur bestehen kann, anderseits aber auch bestehen mufs, sobald ein bestimmter Komplex von Bedingungen erfüllt ist, dann sind die Todesursachen damit schon in ihrer allgemeinen Form bestimmt, denn dann mufs der Tod eintreten, sobald die allgemeinen Lebensbedingungen wegfallen. Entsprechend unserer Unterscheidung von äufseren und inneren Lebensbedingungen müssen wir demnach auch zwischen äufseren und inneren Todesursachen unterscheiden, je nachdem der

Tod durch den Wegfall der äufseren oder der inneren Lebensbedingungen verursacht wird.

Wenn wir zunächst die äufseren Todesursachen ins Auge fassen, so bedarf es keiner eingehenderen Erörterung, dafs Entziehung des Sauerstoffs, des Wassers, der Nahrungsstoffe, dafs ferner Überschreitung der notwendigen Temperatur- und Druckgrenzen den Tod herbeiführt, abgesehen von den Organismen, die unter bestimmten Verhältnissen nur in den Zustand des Scheintodes übergehen. Allein, damit sind doch die äufseren Todesursachen noch nicht erschöpft. Die angeführten Lebensbedingungen können alle erfüllt sein, und dennoch kann durch Einwirkung äufserer Ursachen der Tod herbeigeführt werden. Wir müssen also den Begriff der äufseren Lebensbedingungen noch ergänzen, indem wir dazu auch das Fernbleiben solcher Einflüsse rechnen, welche die lebendige Substanz zerstören. Derartige Einflüsse sind vor allem chemische und elektrische Einwirkungen.

Die chemischen Einflüsse, welche tödliche Wirkungen hervorrufen, sind die Gifte, und ihre Zahl ist unermefslich. Alle chemischen Stoffe, welche in chemische Beziehung zu irgend welchen wesentlichen Bestandteilen der lebendigen Substanz treten, so dafs der Mechanismus des Stoffwechsels dadurch eine Störung erleidet, bewirken teils schon nach kürzester, teils erst nach andauernder Einwirkung den Tod, sei es, dafs derselbe sehr schnell erfolgt, sei es, dafs er erst das Ende langer nekrobiotischer Veränderungen vorstellt. Wirken z. B. irgend welche Mineralsäuren oder Metallsalze auf die lebendige Substanz der Zelle ein, so geht die Zelle unfehlbar zu Grunde, weil alles Eiweifs durch diese Stoffe gefällt oder chemisch gebunden wird, so dafs der Stoffwechsel still stehen mufs. Andere auf alle lebendige Substanz einwirkende Gifte sind die Anästhetika (Chloroform, Äther, Alkohol), deren Dämpfe bei dauernder Einwirkung schliefslich alle Lebenserscheinungen zum Stillstand bringen, mag es sich um Pflanzen, Tiere oder einzellige Wesen handeln[1]). Auf welcher Veränderung der lebendigen Substanz aber diese eigentümliche Wirkung der Anästhetika beruht, darüber sind erst in allerjüngster Zeit einige theoretische Erörterungen angestellt worden, auf die weiter unten eingegangen werden soll. Noch viel weniger aber wissen wir von der Wirkungsart der meisten Gifte, die teils auf alle lebendige Substanz, teils nur auf ganz bestimmte Zellen wirken.

Wie die Gifte wirkt auch die Elektrizität in gröfserer Intensität dadurch schädlich auf die lebendige Substanz, dafs sie chemische Veränderungen in derselben erzeugt. Es ist bekannt, dafs man chemische Verbindungen, die sich in Lösung befinden, durch einen galvanischen Strom elektrolytisch zersetzen kann. Ebenso werden auch die Verbindungen der lebendigen Substanz durch starke galvanische Ströme zersetzt, so dafs die lebendige Substanz getötet wird und zerfällt.

So liegen, wenn auch der speziellere Verlauf ihrer Folgen zum Teil noch wenig bekannt ist, die äufseren Todesursachen doch klar und deutlich vor uns.

Ganz anders ist es dagegen mit den inneren Todesursachen.

---

[1]) Claude Bernard: „Leçons sur les phénomènes de la vie communs aux animaux et aux végétaux.“ T. I. Paris 1878.

Sie sind noch immer in tiefes Dunkel gehüllt. Ja, viele Forscher glauben, dafs es gar keine inneren Todesursachen gäbe, die in den Eigenschaften der lebendigen Substanz selbst begründet sind, und erklären den Eintritt des Todes im Greisenalter bei Leuten, die niemals krank gewesen sind, durch die allmähliche Anhäufung unmerklich kleiner Störungen während des ganzen Lebens. Das ist in der Tat diejenige Lösung des Problems, der man am häufigsten begegnet. Aber sie scheint doch sehr wenig zureichend. Schon Johannes Müller [1]) fühlte sich nicht davon befriedigt. Er sagt in dem Abschnitt seines Handbuches über die „Vergänglichkeit der organischen Körper“: „Die Frage, warum die organischen Körper vergehen, und warum die organische Kraft aus den produzierenden Teilen in die jungen, lebenden Produkte der organischen Körper übergeht und die alten produzierenden Teile vergehen, ist eine der schwierigsten der ganzen allgemeinen Physiologie, und wir sind nicht im stande, das letzte Rätsel zu lösen, sondern nur den Zusammenhang der Erscheinungen darzustellen. Es würde ungenügend sein, hierauf zu antworten, dafs die unorganischen Einwirkungen das Leben allmählich aufreiben; denn dann müfste die organische Kraft vom Anfang eines Wesens schon abzunehmen anfangen. Es ist aber bekannt, dafs die organische Kraft zur Zeit der Mannbarkeit noch in solcher Vollkommenheit besteht, dafs sie sich in der Keimbildung multipliziert. Es mufs also eine ganz andere und tieferliegende Ursache sein, welche den Tod der Individuen bedingt, während sie die Fortpflanzung der organischen Kraft von einem Individuum zum anderen und auf diesem Wege ihre Unvergänglichkeit sichert.“ Derartige Einwände lassen sich noch viele machen. Wäre die Ansicht, dafs der Tod durch Summation der Wirkungen von äufseren Schädlichkeiten herbeigeführt wird, richtig, so sollte man z. B. auch erwarten, dafs es einem Menschen, der sehr regelmäfsig lebt und alle Schädlichkeiten möglichst vermeidet, gelingen müfste, ungeheuer viel älter zu werden als jemand, der unregelmäfsig lebt und sich vielen Strapazen aussetzt. Allein, selbst wenn sich hier in manchen Fällen eine Differenz herausstellte, so wäre sie doch immer nur verschwindend, denn die ältesten Menschen sind nicht viel über 120 Jahre alt geworden, und das waren durchaus nicht immer Leute von besonders regelmäfsigem Lebenswandel. Dazu kommt ein anderer Umstand. Bei allen Menschen ohne Ausnahme, mögen sie in ihrem Leben den gröfsten oder den geringsten Schädlichkeiten ausgesetzt gewesen sein, mögen sie oft oder nie krank gewesen sein, mögen sie diese oder jene Krankheit gehabt haben, bei allen treten im Greisenalter dieselben Greisenerscheinungen ein, die in atrophischen Prozessen fast aller Organe bestehen. Cohnheim [2]) bahnt daher, besonders im Hinblick auf den letzteren Umstand, mit Recht eine andere Erklärung an, indem er sagt: „Gerade die Konstanz, mit der im Greisenalter, gleichgültig, ob viel oder wenig, und besonders welche pathologischen Vorgänge im Leben eines Individuum gespielt haben, an sämtlichen Organen des Körpers eine mehr oder weniger ausgesprochene Atrophie sich einstellt, spricht meines Erachtens ganz evident dafür, dafs die Bedingungen der senilen Atrophie sozu-

---

[1]) Johannes Müller: „Handbuch der Physiologie des Menschen für Vorlesungen.“ Bd. 1, 4. Aufl. Coblenz 1844.

[2]) Cohnheim: „Vorlesungen über allgemeine Pathologie.“ Bd. 1, 2. Aufl. Berlin 1892.

sagen physiologische sind.“ Auf denselben Standpunkt stellt sich auch Sedgwick Minot[1]) in seinen Untersuchungen über das Wachstum und die Alterserscheinungen. In der Tat, wenn man den Menschen nicht als etwas Fertiges, Unveränderliches betrachtet, wenn man vielmehr seine ganze Entwicklung ins Auge faſst, wie er, obwohl immer unter denselben äuſseren Bedingungen lebend, sich auch nach der Geburt noch mehr und mehr verändert, wie schon im Kindesalter normalerweise manche Organe, wie die Thymusdrüse, atrophieren, obwohl nicht die geringsten Schädlichkeiten von auſsen auf sie einwirken, wie später bei allen Frauen noch in ihrem kräftigsten Lebensalter die Genitalien sich zurückbilden etc. etc., dann wird man keinen Zweifel mehr hegen hönnen, daſs die senile Atrophie, die schlieſslich zum Tode aus Altersschwäche führt, nur das letzte Ende der langen Entwicklungsreihe ist, die der Mensch wie jedes Tier während seines individuellen Lebens durchlaufen muſs. In Wirklichkeit gibt es keinen Stillstand im Leben des Organismus. Ebenso wie sich der erwachsene Organismus aus der kleinen Eizelle allmählich entwickelt, ohne daſs seine äuſseren Lebensbedingungen, wie das z. B. bei vielen im Wasser lebenden Tieren der Fall ist, sich auch nur im geringsten verändern, ebenso entwickelt er sich auch, wenn auch mit verschiedener Geschwindigkeit, allmählich weiter zum greisen und schlieſslich zum toten Organismus. Die Eizelle ist der Anfang, der sterbende Greis das natürliche Ende einer ununterbrochenen Entwickelung, deren Ursache in der eigentümlichen Zusammensetzung der lebendigen Substanz liegt, die bereits die Eizelle auf ihren Lebensweg mit bekommen hat. Es dürfte daher richtiger sein, an die Stelle der landläufigen Ansicht, daſs der Tod durch die dauernde Summation äuſserer Ursachen bedingt sei, die Vorstellung zu setzen, daſs die Ursachen des sogenannten „natürlichen“ Todes im lebendigen Organismus selbst gelegen sind.

Aus der Berechtigung dieser Vorstellung wird aber sofort eine Notwendigkeit, wenn wir uns nicht bloſs auf den Menschen beschränken, sondern wenn wir die Geschichte des Todes in der Organismenwelt vergleichend betrachten. Daſs die Auffassung des Todes als Endglied der Entwicklungsreihe erst so spät hervortreten konnte, liegt vor allem an der Ansicht, daſs der Mensch, wenn er erwachsen ist, seine Entwicklung vollendet habe und sich jahre- und jahrzehntelang in einem stationären Zustande befinde. Diese Ansicht ist aber durchaus falsch und wird nur durch den Umstand erweckt, daſs die Entwicklung des erwachsenen Menschen so ungemein viel langsamer geschieht als die Entwicklung in seinen ersten Embryonal- und Jugendstadien. In Wirklichkeit aber hört die Entwicklung nie auf. Die Veränderungen sehen wir ja auch deutlich genug, wenn wir die Zustände des Erwachsenen innerhalb längerer Zwischenräume vergleichen. Wenn auch keine neuen Organe mehr gebildet werden, so ist doch immerhin der Dreiſsiger ein anderer Mensch als der Vierziger, der Vierziger ein anderer als der Fünfziger und Sechziger u. s. f. Ein stationärer Zustand tritt nie ein, und wir wissen ja jetzt auch, daſs die Zellteilungen, auf denen von der Teilung der Eizelle an alle Entwicklung

[1]) Charles Sedgwick Minot: „On certain phenomena of growing old.“ In Proceedings of the American association for the advancement of science.“ Vol. 39, 1890. — Ders.: „Senescence and rejuvenation.“ In Journ. of Physiol. vol. 12, 1891.

beruht, auch beim Erwachsenen und selbst beim Greise noch stattfinden, nur immer langsamer und langsamer. Allein, was beim Menschen schwerer zu erkennen ist, das zeigt uns ein Blick auf die Verhältnisse, wie sie z. B. bei den Insekten bestehen, ohne weiteres. Während beim Menschen die Lebenszeit des Erwachsenen gegenüber der Embryonalzeit eine aufserordentlich lange ist, haben wir bei den meisten Insekten das umgekehrte Verhältnis. Viele Insekten sterben sehr bald nach der Begattung oder der Eiablage, und nur die nicht zur Begattung gekommenen Individuen leben bisweilen länger. Das beste Beispiel liefern die Eintagsfliegen. Hier leben die erwachsenen, und „fertig“ ausgebildeten Insekten häufig nur wenige Stunden. Sie sterben unmittelbar nach der Eiablage. Diese Tatsachen beweisen am allerschlagendsten, dafs es nicht die summierte Wirkung vieler äufserlicher Schädlichkeiten sein kann, welche den Tod herbeiführt, sondern dafs die Ursachen des Todes im Organismus selbst schon angelegt sind, und dafs der Tod nur das natürliche Ende der Entwicklung vorstellt. Das Problem der Entwicklung und das Problem des Todes gehören also untrennbar zusammen, das letztere ist nur ein Teil des ersteren.

Fassen wir das Ergebnis dieser Betrachtung noch einmal mit etwas anderen Worten zusammen. Unsere Vorstellung von den Ursachen des natürlichen Todes ist gegründet auf den wichtigen Satz, dafs der Organismus sich von seiner individuellen Entstehung an bis zu seinem Tode ununterbrochen verändert. Die verschiedenen Teile des Organismus nehmen aber in sehr verschiedenem Grade und mit sehr verschiedener Geschwindigkeit an den Veränderungen teil. Auf diese Weise bildet sich im Leben eines jeden Organismus allmählich ein Zeitpunkt heraus, an dem das Getriebe seines Mechanismus durch die in seiner Entwicklung eintretenden Veränderungen der einzelnen Teile eine solche Störung erfahren hat, dafs er dem Tode verfällt. Für den vielzelligen Organismus heifst das, dafs die verschiedenen Zellen und Zellgruppen seiner Organe sich aus inneren Gründen in ihrer Entwicklung allmählich so verändern, dafs bei dem engen Abhängigkeitsverhältnis, in dem alle Zellen, Gewebe und Organe zueinander stehen, die Störung des Zusammenwirkens immer gröfser wird, bis der Organismus zu Grunde geht. Dabei können die unmittelbaren Todesursachen für die verschiedenen Zellen des vielzelligen Organismus sehr verschiedene sein. Ein grofser Teil der Zellen und Gewebe geht sogar stets durch aufser ihm, aber doch immer im Organismus selbst gelegene Ursachen zu Grunde, weil die Teile, von denen diese Zellen abhängig sind, die zu ihren äufseren Lebensbedingungen gehören, wie z. B. die Nervenzentra, das Herz etc., Störungen erlitten haben und zu Grunde gegangen sind. Sind z. B. die Ganglienzellen, deren Tätigkeit die Atembewegungen beherrscht, gestorben, so hört die Atmung auf. Steht das Herz still, so zirkuliert kein Blut mehr in den Geweben, die Gewebezellen werden nicht mehr ernährt, und die sämtlichen Gewebe sterben früher oder später ebenfalls, weil ihre äufseren Lebensbedingungen ihnen entzogen sind. Stirbt aber die einzelne Gewebezelle nicht durch äufsere Todesursachen, so gilt für sie genau dasselbe, was für den Zellenstaat gilt: Der Zustand ihrer lebendigen Substanz verändert sich aus inneren Ursachen ununterbrochen, und es entwickelt sich allmählich ein Zeitpunkt, an dem die Störungen in dem Zusammenwirken ihrer Bestand-

teile so grofs geworden sind, dafs das Leben aufhört. Damit sind zwar die speziellen Vorgänge in der lebendigen Substanz, deren Folge der Tod ist, noch nicht aufgedeckt, ebensowenig wie der Mechanismus der Entwicklung und des Lebens überhaupt; allein, es ist doch zunächst eine Vereinfachung und eine schärfere Formulierung des Problems damit gegeben, die uns dem Verständnis etwas näher bringt.

Das Problem der Entwicklung und das Problem des Todes enthält dieselbe Frage, die Frage: Warum verändert sich die lebendige Substanz während ihres individuellen Lebens fortdauernd? Erst das tiefere Eindringen in den Chemismus der lebendigen Zelle wird im stande sein, die speziellen Ursachen für diese Erscheinung aufzudecken.

2. Die Frage nach der körperlichen Unsterblichkeit.

Betrachten wir den natürlichen Tod von dem eben gewonnenen Standpunkte, so drängt sich uns immer mehr eine Frage auf, die in dem letzten Jahrzehnt von naturwissenschaftlicher Seite lebhaft erörtert worden ist, das ist die Frage, *ob es nicht Organismen gibt, für die der Tod keine Notwendigkeit ist.*

Es läfst sich nämlich offenbar ein Organismus denken, dessen Entwicklung eine derartige ist, dafs niemals eine Störung sich herausbildet, die das Zusammenwirken der einzelnen Teile unmöglich machte. Das wäre z. B. der Fall, wenn die Veränderungen, die während der Entwicklung des betreffenden Organismus ununterbrochen auftreten, eine Reihe von periodisch wiederkehrenden Gliedern bildeten. Eine solche Entwicklung könnte man sich bildlich etwa in Form der Auflösung eines unendlichen Bruches vorstellen, der, in einen Dezimalbruch verwandelt, eine periodische Reihe gäbe, während sich die Entwicklung eines dem Tode geweihten Organismus der Auflösung eines endlichen Bruches vergleichen liefse. Ein solcher hypothetischer Organismus müfste theoretisch unter stets genau gleichbleibenden *äufseren* Bedingungen unsterblich sein. Es fragt sich aber, ob solche Organismen in Wirklichkeit existieren.

Weismann glaubt diese Frage bejahen zu müssen, und es ist interessant, seiner Erörterung zu folgen. Weismann[1]) findet einen fundamentalen Unterschied zwischen den vielzelligen Organismen und den einzelligen Protisten. Ausgehend von dem Gedanken, dafs man von Tod nur da sprechen könne, wo nachher eine Leiche ist, betrachtet er die sämtlichen vielzelligen Organismen als sterblich, die einzelligen dagegen als unsterblich. Bei den vielzelligen Organismen ist kein Fall bekannt, wo der Körper nicht früher oder später zu Grunde geht, also stirbt. Bei den einzelligen dagegen ist das nicht der Fall. Ein einzelliges Infusorium z. B. liefert, wenn es nicht das Opfer einer äufseren Katastrophe wird, niemals eine Leiche. Es wächst und teilt sich, wenn es eine bestimmte Gröfse erreicht hat, in zwei Hälften, aber jede von beiden Hälften wächst wieder ebenso und teilt sich später gleichfalls u. s. f., und Weismann ist der Ansicht, dafs das unendlich oft sich wiederholt. Da aber beide Teilhälften vollständig gleich sind, und da die Art nur durch fortgesetzte Teilung

[1]) A. Weismann: „Über die Dauer des Lebens.“ Jena 1882. — Derselbe: „Über Leben und Tod.“ Jena 1884.

erhalten werden kann, so findet man nie eine Leiche, und nie stirbt eine Teilhälfte ohne äufsere Ursachen. Demnach sind die einzelligen Organismen nach Weismanns Vorstellung „unsterblich“. Weismann bestreitet daher, dafs der Tod eine im Wesen aller lebendigen Substanz begründete Erscheinung sei, und glaubt nicht, dafs er „auf rein inneren, in der Natur des Lebens selbst liegenden Ursachen“ beruhe. Er hält vielmehr den Tod für eine Anpassungserscheinung, die erst im Laufe der Organismenentwicklung auf der Erde als zweckmäfsig sich herausgebildet habe, und stellt sich seine Entstehung in der Organismenreihe etwa folgendermafsen vor. Bei den einzelligen Protisten haben wir alle Funktionen des Körpers und auch die Funktion der Fortpflanzung noch in einer einzigen Zelle. Wäre der natürliche Tod daher eine Notwendigkeit für den einzelligen Organismus, so wäre die Fortpflanzung mit seinem Tode zu Ende, und da bei der Gleichheit der Teilhälften für alle das gleiche gilt, würde die betreffende Organismenform nach kurzer Zeit ausgestorben sein. Der Tod ist also bei den Einzelligen deshalb nicht möglich, so stellt sich Weismann vor, weil die Art sonst aussterben würde. Bei den vielzelligen Organismen dagegen bildet sich, je höher wir in der Organismenreihe hinaufgehen, um so mehr ein Gegensatz heraus zwischen den Geschlechtszellen, die nur der Fortpflanzung, also der Erhaltung der Art, dienen, und den Zellen des übrigen Körpers, die bei den höheren Tieren die Fähigkeit, die Art fortzupflanzen, vollständig verloren haben. Hier ist also die Möglichkeit des Todes gegeben, ohne dafs die Erhaltung der Art darunter leidet; denn wenn nur Eine Fortpflanzungszelle wirklich zur Fortpflanzung gelangt, wenn nur Ein Ei sich entwickelt, dann kann der ganze übrige Körper zu Grunde gehen, ohne dafs die Art ausstirbt. Da nun, wie Weismann sagt, „eine unbegrenzte Dauer des Individuums ein ganz unzweckmäfsiger Luxus wäre“, so hat sich nach den bekannten Prinzipien der Selektion die Unsterblichkeit als unzweckmäfsig verloren und der Tod entwickelt. „Bei einzelligen Tieren war es nicht möglich, den normalen Tod einzurichten, weil Individuum und Fortpflanzungszelle noch ein und dasselbe waren, bei den vielzelligen Organismen trennten sich somatische und Propagationszellen, der Tod wurde möglich, und wir sehen, dafs er auch eingerichtet wurde.“

Es läfst sich nicht leugnen, dafs diese Ausführungen Weismanns sehr plausibel klingen, aber doch sind sie nicht frei von Angriffspunkten und haben bereits mehrfach lebhaften Widerspruch hervorgerufen.

Vor allem ist immer die Berechtigung bestritten worden, die einzelligen Organismen nur deshalb für unsterblich zu erklären, weil ihr Körper niemals in ihrem Leben eine Leiche wird. Man hat bei der Fixierung des Todesbegriffs den Ton mehr auf das Aufhören des individuellen Lebens gelegt und hat gesagt: wenn der einzellige Organismus sich in zwei Hälften teilt, dann ist damit seine individuelle Existenz beendigt; wo aber die individuelle Existenz aufhört, da kann von einer Unsterblichkeit nicht die Rede sein, da ist in Wirklichkeit das Individuum gestorben; Tod und Fortpflanzung fallen hier nur zusammen. Es liegt aber auf der Hand, dafs es sich bei dieser Polemik nur um einen Begriffsstreit handelt, der die Erscheinungen selbst unberührt läfst; denn es ist schliefslich Geschmacks-

sache, ob man das wesentliche Moment des Todes in dem Entstehen einer Leiche oder allgemeiner in dem Ende der individuellen Existenz erblicken will.

Dagegen läfst sich die fundamentale Unterscheidung, die Weismann bezüglich der Unsterblichkeit zwischen einzelligen und vielzelligen Organismen macht, von einer anderen Seite aus wirklich anfechten. Die Theorie Weismanns von der Unsterblichkeit der einzelligen Organismen beruht, wie wir sahen, auf der Voraussetzung, dafs die Fortpflanzung der Einzelligen durch Teilung ins Unendliche vor sich gehen könne, ohne dafs jemals ein Rest, eine Leiche übrig bliebe. Allein, es fragt sich, ob diese Voraussetzung richtig ist.

Maupas[1]) hat vor einigen Jahren an Infusorien eine Reihe ausgezeichneter Untersuchungen ausgeführt, aus denen hervorgeht, dafs das für die Infusorien nicht der Fall ist. Er züchtete nämlich Infusorien in Kulturen viele Generationen hindurch und fand, dafs nach einer grofsen Anzahl hintereinanderfolgender Teilungen die Infusorien allmählich Veränderungen zeigten, die unfehlbar zum Tode führten, wenn nicht nach einer längeren Periode von Teilungen, die oft Hunderte von Generationen lieferten, den Infusorien Gelegenheit gegeben war, miteinander in Konjugation zu treten, d. h. jene Wechselbeziehung einzugehen, die bei den Einzelligen dem Befruchtungsprozefs der höheren Tiere entspricht[2]). Nur wenn einer Reihe von Teilungen eine Konjugationsperiode folgte, waren die aus der Konjugation sich trennenden Individuen wieder in der Lage, sich unverändert weiter zu teilen, ohne allmählich dem Tode zu verfallen. Wenn die aus der Teilung hervorgehenden Individuen aber nach jeder Teilung immer wieder isoliert werden, so gehen sie nach einiger Zeit unrettbar zu Grunde. Hier haben wir also eine wirkliche Alterserscheinung, die der „senilen Atrophie“ der Gewebezellen beim Menschen und den höheren Tieren vollkommen entspricht, und Maupas selbst sieht sich daher veranlafst, die Unsterblichkeitslehre Weismanns zu verwerfen. Aber an diesem Punkte ergreift Gruber[3]) für Weismann das Wort, um die Unsterblichkeitslehre zu retten, und sagt: „Diejenigen Individuen, welche durch Zufall nicht zur Konjugation gelangen, gehen allerdings zu Grunde, die Materie der anderen aber lebt in der Tat ewig fort.“ Da nun die Konjugation in der Natur meistens vorkommt — denn sonst wären schon längst alle Infusorien ausgestorben —, so, meint Gruber, sind die Infusorien wirklich unsterblich. Indessen wenn wir auch die Berechtigung dieses Arguments anerkennen wollten, so würde doch noch eine andere Tatsache zu beachten sein. R. Hertwig[4]) nämlich, der die Vorgänge bei der Konjugation sehr genau studiert hat, stellte fest, dafs ein Teil jeder Zelle dabei zu Grunde geht, nämlich der Hauptkern und ein Teil der aus fortgesetzter Teilung der Nebenkerne hervorgegangenen Tochterkerne. Diese Zellbestandteile zerfallen in kleine Trümmer, die schliefslich vollständig vom Protoplasma aufgelöst werden[5]). Hier

[1]) Maupas: „Recherches expérimentales sur la multiplication des infusoires ciliés.“ In Arch. de zool. expérimentale et générale, Tome 6, Série 2.

[2]) Vergl. pag. 216.

[3]) Gruber: „Biologische Studien an Protisten.“ In Biol. Zentralbl. Bd. 9, 1889.

[4]) R. Hertwig: „Über die Konjugation der Infusorien.“ In Abhandl. d. kgl. bayer. Akad. d. Wiss., II. Klasse, 17. Bd. München 1889.

[5]) Vergl. pag. 217.

haben wir also wirklich sterbende Teile des Individuums. Dafs das aus ihrem Zerfall stammende Material schliefslich wieder von der Zelle verbraucht wird, wie die aufgenommene Nahrung, schafft die Tatsache nicht aus der Welt, dafs diese Teile wirklich sterben. Die bei der Histolyse des Kaulquappenschwanzes zerfallenden Zellen, deren Tod niemand bestreiten wird, werden ja ebenso wieder als Material zum Aufbau anderer Organe verwertet. Haben wir aber bei der Konjugation der Infusorien wirklich sterbende Teile, wirkliche Leichenteile, so fällt der fundamentale Gegensatz zwischen einzelligen und vielzelligen Organismen, den Weismann aufstellt, fort, und der ganze Unterschied liegt nur in dem quantitativen Verhältnis zwischen überlebender und sterbender Substanz, denn auch bei den vielzelligen Organismen sterben nur die Körperzellen, während die Fortpflanzungszellen am Leben bleiben können. Ja, es wäre durchaus nicht einmal allgemein richtig, wenn man sagen wollte, dafs bei den vielzelligen Organismen eine ungeheuer grofse Masse, nämlich der ganze Körper, stirbt, und nur winzige Mengen, nämlich Eier oder Spermatozoën, am Leben bleiben, während bei den Infusorien der gröfsere Teil am Leben bleibt und der kleinere Teil stirbt. Fassen wir nicht blofs den Menschen ins Auge, so haben wir Beispiele unter den Tieren, wo das Verhältnis gar nicht von dem Verhältnis bei den Infusorien abweicht. Ja, ein Froschweibchen z. B. produziert im Laufe seines Lebens eine Masse von Eiern, die im Verhältnis zu seinem Körper sogar bedeutend gröfser ist als die Masse von Zellsubstanz, welche im Infusorienkörper bei der Konjugation am Leben bleibt, gegenüber der, welche zu Grunde geht. Ist daher der Frosch und überhaupt der vielzellige Organismus sterblich, so sind es die einzelligen Infusorien auch; in beiden Fällen ist es nur ein Teil der lebendigen Substanz des Individuums, der auf die Nachkommen übertragen wird.

Aber nicht nur im Leben der Infusorien, sondern auch anderer einzelliger Organismen gibt es periodisch wiederkehrende Vorgänge, bei denen Teile ihres Körpers zu Grunde gehen. Eine grofse Anzahl von Protisten pflanzt sich z. B. durch Sporenbildung fort. Verfolgen wir bei einem gröfseren Radiolar, etwa Thalassicolla, diesen Vorgang, der durch R. Hertwig und Brandt genauer bekannt geworden ist, so finden wir, dafs der Kern in der Zentralkapsel in lauter kleine Kernchen zerfällt, die sich mit einer Protoplasmamasse umgeben und zu vielen kleinen Schwärmsporen entwickeln, während der ganze mächtige extrakapsuläre Protoplasmakörper und auch ein Teil des intrakapsulären Protoplasmas, das nicht bei der Sporenbildung verbraucht wird, vollkommen zu Grunde geht. Hier haben wir ebenfalls wieder, und vielleicht noch augenfälliger als bei den Infusorien, wirkliche Leichenteile. Wir sehen also: für die grofse Mehrzahl aller einzelligen Organismen, für alle, deren Entwicklungsgang bisher am eingehendsten studiert worden ist, stimmt die Weismannsche Auffassung nicht.

Schliefslich wäre die Möglichkeit nicht abzuweisen, dafs es Protisten gäbe oder im Laufe der Stammesentwicklung der lebendigen Substanz einmal gegeben habe, deren Entwicklungskreis so einfach wäre, dafs ihre lebendige Substanz ohne Konjugation und ohne Sporenbildung immer nur wüchse und, wenn sie ein bestimmtes Volumen erreicht hätte, sich ohne Rest teilte, um wieder zu wachsen und

sich wieder zu teilen, solange es die äufseren Verhältnisse gestatten. Solche Protisten wären nach der Weismannschen Auffassung wirklich unsterbliche Wesen, aber gerade an diesem Punkte zeigt sich vielleicht am deutlichsten die schwache Stelle der Unsterblichkeitslehre. Stellen wir uns nämlich auf den Weismannschen Standpunkt, dafs nicht das Aufhören der Existenz des Individuums, sondern die Umwandlung von lebendiger Substanz in eine Leiche, d. h. in leblose Substanz, mafsgebend ist für den Begriff des Todes, dann fällt die Frage nach der Existenz unsterblicher Organismen mit der Frage nach der Unsterblichkeit der lebendigen Substanz überhaupt zusammen. Die lebendige Substanz aber für unsterblich zu erklären, wird sich kaum jemand entschliefsen können, der die charakteristischste Eigentümlichkeit der lebendigen Substanz im Auge behält, die Eigentümlichkeit, dafs sie fortwährend zerfällt, d. h. sich in tote Substanz verwandelt, also stirbt. Es gibt keine lebendige Substanz, die nicht, so lange sie überhaupt lebt, fortwährend in einzelnen Teilen zerfällt, während sie sich in anderen neu bildet. Kein lebendiges Molekül aber bleibt von diesem Zerfall verschont, nur ergreift der Zerfall nicht alle Moleküle gleichzeitig, sondern während das eine zerfällt, entsteht ein anderes u. s. f. Ein lebendiges Teilchen liefert die Bedingungen für die Entstehung eines oder mehrerer anderer, stirbt aber selbst. Die neu entstandenen geben wieder neuen ihre Entstehung und sterben ebenfalls. Auf diese Weise stirbt die lebendige Substanz fortwährend, ohne dafs das Leben selbst jemals erlischt. Es ist also keine Unsterblichkeit der lebendigen Substanz selbst, sondern nur eine Kontinuität in ihrer Deszendenz vorhanden. Nur das Leben, als Bewegungskomplex, ist seit seiner ersten Entstehung auf der Erde bis jetzt nicht ausgestorben, die lebendige Substanz dagegen, als Körper stirbt fortwährend. Allein nicht einmal das Leben als Bewegungskomplex besitzt eine wahre Unsterblichkeit, ebensowenig wie es von Unendlichkeit her besteht. Wie wir wissen, dafs unser Erdkörper in seiner Entwicklung eine Zeit durchgemacht hat, wo noch kein Leben bestehen konnte, ebenso wissen wir, dafs er auch wieder eine Zeit durchmachen wird, wo alles Leben erlöschen mufs. Der Mond zeigt uns das Schicksal, das der Erde bevorsteht, schon jetzt. Als flüssiger Tropfen, der von der grofsen glühenden Erdmasse einst abgeschleudert worden ist, hat er in kürzerer Zeit im wesentlichen dieselbe Entwicklung durchgemacht wie die Erde, die ihm seine Entstehung gab. Die eisige Erstarrung, die jetzt den Mond beherrscht, wird auch die Erde einst ergreifen und alles Leben auf ihr vernichten. Nicht ein bestimmtes materielles System, wie die lebendige Substanz, nicht ein bestimmter Bewegungskomplex, wie das Leben, ist unsterblich, unsterblich und ewig sind von der ganzen Körperwelt nur die körperlichen Elemente und ihre Bewegung.

* * *

Heraklit hat das Leben mit dem Feuer in Beziehung gebracht. In der Tat haben wir schon mehrfach Gelegenheit gehabt, den Vergleich des Lebens mit dem Feuer als einen sehr glücklichen kennen zu lernen. Die Betrachtung der Lebensbedingungen bestärkt uns

darin. Sie hat uns gezeigt, dafs das Leben wie das Feuer eine Naturerscheinung ist, welche eintritt, sobald der Bedingungskomplex für sie erfüllt ist. Sind die Bedingungen für die Erscheinung des Lebens alle verwirklicht, dann mufs Leben entstehen mit derselben Notwendigkeit, wie Feuer entsteht, wenn die Bedingungen dafür gegeben sind. Ebenso mufs das Leben aufhören, sobald der Komplex der Lebensbedingungen eine Störung erfahren hat, und zwar mit derselben Notwendigkeit, wie das Feuer erlischt, wenn die Bedingungen für seine Unterhaltung aufhören.

Stellen wir uns daher vor, dafs wir alle Lebensbedingungen bis in ihre kleinsten Einzelheiten erforscht hätten, und dafs es uns gelänge, diesen Komplex von Bedingungen genau künstlich herzustellen, dann würden wir Leben synthetisch erzeugen können, wie wir Feuer erzeugen, und das Ideal, das den mittelalterlichen Alchymisten in der Erzeugung des Homunculus vorschwebte, wäre wirklich erreicht.

Allein so wenig diese theoretische Möglichkeit zu bestreiten ist, so verkehrt mufs jeder Versuch erscheinen, schon jetzt Leben künstlich erzeugen und den Akt der Urzeugung, der in so tiefes Dunkel gehüllt ist, im Laboratorium nachahmen zu wollen. Solange unsere Kenntnis, besonders der inneren Lebensbedingungen, d. h. der Zusammensetzung der lebendigen Substanz, so verschwindend gering ist, wie jetzt, so lange gleicht der Versuch, lebendige Substanz künstlich zusammenzusetzen, dem Unternehmen eines Ingenieurs, eine Maschine zusammenzusetzen, deren wichtigste Teile ihm fehlen. Die Aufgabe der Physiologie kann vorläufig nur in der Erforschung des Lebens bestehen. Erst wenn die Physiologie dieses Ziel wirklich einmal erreicht haben sollte, dann könnte sie daran denken, mit der künstlichen Herstellung von Leben die Probe darauf zu machen, ob die Lösung ihrer Aufgabe vollendet und richtig war.

Fünftes Kapitel.

Von den Reizen und ihren Wirkungen.

I. Das Wesen der Reizung.
   A. Das Verhältnis der Reize zu den Lebensbedingungen.
      1. Die Reizqualitäten.
      2. Die Reizintensität.
      3. Die trophischen Reize.
   B. Die Reizbarkeit der lebendigen Substanz.
      1. Der Begriff der Reizbarkeit und die Art der Reizwirkungen.
      2. Die Dauer der Reizwirkungen.
      3. Die Reizleitung.

II. Die Reizerscheinungen der Zelle.
   A. Die Wirkungen der verschiedenen Reizqualitäten.
      1. Die Wirkungen chemischer Reize.
         a. Erregungserscheinungen.
         b. Lähmungserscheinungen.
      2. Die Wirkungen mechanischer Reize.
         a. Erregungserscheinungen.
         b. Lähmungserscheinungen.
      3. Die Wirkungen thermischer Reize.
         a. Erregungserscheinungen.
         b. Lähmungserscheinungen.
      4. Die Wirkungen photischer Reize.
         a. Erregungserscheinungen.
         b. Lähmungserscheinungen.
      5. Die Wirkungen elektrischer Reize.
         a. Erregungserscheinungen.
         b. Lähmungserscheinungen.
   B. Die bewegungsrichtenden Wirkungen einseitiger Reizung.
      1. Die Chemotaxis.
      2. Die Barotaxis.
      3. Die Phototaxis.
      4. Die Thermotaxis.
      5. Die Galvanotaxis.
   C. Die Erscheinungen der Überreizung.
      1. Ermüdung und Erschöpfung.
      2. Erregung und Lähmung.
      3. Tod durch Überreizung.

Wenn der Physiker eine Naturerscheinung erforschen will, dann begnügt er sich nicht damit, die Bedingungen festzustellen, unter denen sie eintritt, sondern er sucht auch zu erfahren, wie sich die Erscheinung gestaltet, wenn er die Bedingungen verändert.

Das Leben ist eine Naturerscheinung. Wir haben die Lebenserscheinungen kennen gelernt, wir haben auch die Bedingungen festgestellt, unter denen sie eintreten, und wir haben die Folgen der gänzlichen Entziehung dieser Bedingungen gesehen. Was uns übrig bleibt, das ist: zu erfahren, wie sich die Lebenserscheinungen verhalten, wenn wir die Lebensbedingungen nicht entziehen, sondern nur verändern, und wenn wir aufser den allgemeinen Lebensbedingungen andere, neue Bedingungen auf die lebendige Substanz einwirken lassen. Man hat die Lebenserscheinungen, wie sie eintreten, wenn alle äufseren Lebensbedingungen dauernd und unverändert erfüllt bleiben, als spontane Lebenserscheinungen bezeichnet und ihnen diejenigen Erscheinungen, welche eintreten, wenn andere Einflüsse auf sie einwirken, als Reizerscheinungen gegenübergestellt. Wir können diese Unterscheidung beibehalten, allein wir müssen uns doch bewufst bleiben, dafs die Spontaneität keine unbedingte ist, dafs in Wirklichkeit die spontanen Lebenserscheinungen nicht minder auf einer Wechselwirkung der lebendigen Substanz mit der Aufsenwelt beruhen, als die Reizerscheinungen. Die spontanen Lebenserscheinungen repräsentieren nur die Reaktion der lebendigen Substanz auf die normalen äufseren Lebensbedingungen, die Reizerscheinungen dagegen die Reaktion der lebendigen Substanz auf die veränderten äufseren Lebensbedingungen. Aber es ist in vielen Fällen überhaupt nicht möglich, zu entscheiden, ob eine Erscheinung eine spontane oder eine Reizerscheinung in diesem Sinne ist, weil eben auch in der Natur die äufseren Bedingungen eines Organismus nicht kontinuierlich gleich bleiben, sondern sich häufig in einer Weise verändern, die sich selbst unseren feinsten Untersuchungsmethoden entzieht. Um daher die Reizerscheinungen in unzweifelhafter Form zu studieren, wählen wir den Weg des Experiments und erzeugen sie künstlich, indem wir Reize auf die lebendige Substanz einwirken lassen. Dadurch gewinnen wir den unschätzbaren Vorteil, dafs wir die Bedingungen, unter denen die Reizerscheinungen eintreten, selbst in der Hand haben und genau kontrollieren, so dafs wir mit den Lebenserscheinungen wie mit jeder einfachen physikalischen Erscheinung experimentieren können.

I. Das Wesen der Reizung.

Die allgemeine Definition des Reizbegriffs ergibt sich aus dem Gesagten ohne weiteres: Jede Veränderung der äufseren Faktoren, welche auf einen Organismus einwirken, kann als Reiz betrachtet werden. Trifft der Reiz auf einen Körper, der die Eigenschaft der Reizbarkeit besitzt, d. h. die Fähigkeit, auf Reize zu reagieren, so haben wir den Vorgang der Reizung in seiner Vollständigkeit. Allein es ist doch nötig, die allgemeinen Eigentümlichkeiten des Reizungsvorganges im einzelnen noch etwas näher ins Auge zu fassen.

A. Das Verhältnis der Reize zu den Lebensbedingungen.

1. Die Reizqualitäten.

Wenn jede Veränderung der Faktoren, welche von aufsen her auf den Organismus einwirken, als Reiz wirken kann, dann liegt es auf der Hand, dafs der Arten von Reizen unzählige existieren. Nicht nur jede einzelne bestehende Lebensbedingung kann sich ändern; auch neue, vorher nicht bestehende Bedingungen können dazu kommen und auf den Organismus wirken. Dennoch läfst sich die Fülle der verschiedenen Reize wenigen gröfseren Gruppen von Reizqualitäten unterordnen. Eine natürliche Einteilung der Reize ergibt sich nämlich am besten von der energetischen Seite der Betrachtung aus, denn mit jeder äufseren Einwirkung auf einen Körper ist ja ein Energiewechsel verbunden. Wir können daher die Reize nach der Form der Energie gruppieren, durch die sie mit dem Organismus in Beziehung treten.

Als chemische Reize können wir nach diesem Prinzip alle Einwirkungen chemischer Natur zusammenfassen, also vor allem die Veränderungen in der Zufuhr von Nahrung, Wasser, Sauerstoff, aber auch alle Einwirkungen von anderen chemischen Veränderungen, die sonst nicht mit dem Organismus in Berührung kommen. Zu den chemischen Reizen haben wir auch die Reize zu zählen, durch welche im tierischen Zellenstaat das Nervensystem auf die von ihm abhängigen Gewebezellen einwirkt, denn jede Nervenreizung hat ein chemisches Geschehen in der Nervensubstanz zur Folge, das sich fortpflanzt bis zur peripheren Gewebezelle, das also für die periphere Gewebezelle als chemischer Reiz betrachtet werden kann.

Als mechanische Reize können wir dann alle rein mechanischen Einwirkungen auf den Organismus bezeichnen, sei es, dafs sie sich wie Stofs, Erschütterung, Druck, Zug, Tonschwingungen als Veränderungen der gröberen Druckverhältnisse geltend machen, sei es, dafs sie sich in molekularen Attraktionen, also in Kohäsions- oder Adhäsionswirkungen des umgebenden Mediums oder in osmotischen Druckveränderungen äufsern, sei es schliefslich, dafs sie auf Wirkungen der Gravitationsenergie beruhen.

Als thermische Reize haben wir die Veränderungen der Temperatur, unter der sich der Organismus befindet, zu verzeichnen.

Als photische Reize gesellen sich dazu die Veränderungen in der Einwirkung der Lichtstrahlen, denen wir auch der Einfachheit halber die anderen Strahlenarten beizählen können, die in neuerer Zeit bekannt geworden sind.

Als elektrische Reize schliefslich würden wir die Einwirkung von Elektrizität auf den lebendigen Organismus zu bezeichnen haben.

Damit sind aber diejenigen Energieformen, welche überhaupt in Beziehung mit dem Organismus treten, erschöpft. Wir sehen, es fehlt in dieser Aufzählung der Reizqualitäten noch der Magnetismus. Allein der Magnetismus ist eine Energieform, die, wie wir jetzt mit voller Sicherheit sagen können, überhaupt keine Wirkung auf die lebendige Substanz äufsert, und welche wir füglich nicht als Reiz bezeichnen dürfen. Es gab eine Zeit, wo man dem Magnetismus den weitgehendsten und wunderbarsten Einfluſs auf den lebendigen Organismus zuschrieb; das war die Zeit, als der Arzt Mesmer den sogenannten „tierischen Magnetismus“ populär machte, und als man Menschen, Tiere und Pflanzen mit Magneten „magnetisieren“ zu können glaubte.

Indessen, die neuere Forschung, und zwar zuerst die Entdeckungen des schottischen Arztes James Braid[1]), haben gezeigt, dafs die Erscheinungen, die man dabei in den Fällen, wo nicht ein blofser Betrug vorlag, in der Tat beobachtet hatte, Erscheinungen der Hypnose waren, Erscheinungen, die mit dem Magnetismus nicht das Geringste zu tun hatten, Erscheinungen, für deren Zustandekommen ein Stück Glas, ein blanker Knopf, eine Gasflamme und jeder andere in die Augen fallende Gegenstand dieselbe Bedeutung hat wie ein Magnet. Dennoch hat es bei dem geheimnisvollen Reiz, den alles Mystische auf das menschliche Gemüt auszuüben pflegt, auch in unserer Zeit nicht blofs unter den phantasievollen Anhängern des Spiritismus, sondern sogar unter ausgezeichneten Ärzten Männer gegeben, welche sich von der Wirkung starker Magnete auf gewisse Menschen, vor allem auf hysterische Frauen, überzeugt zu haben glaubten. Aber allen diesen Beobachtungen hat die nüchterne Forschung, sobald sie sich damit beschäftigte, immer den Schleier des Geheimnisvollen entrissen und sie entweder als Betrug von seiten der „Medien“ oder als Selbsttäuschung der Beobachter erkannt. In der Tat, so oft man in einwandsfreier Weise Versuche über die Einwirkung von Magneten auf den lebendigen Organismus anstellte, ebenso oft haben dieselben immer mit durchaus negativem Erfolge geendigt. Selbst die ausgedehnten Versuche, welche vor einiger Zeit von Peterson und Kannelly in Amerika mit den allerstärksten Elektromagneten angestellt wurden, haben nur die völlige Wirkungslosigkeit des Magnetismus auf die lebendige Substanz zu konstatieren vermocht.

Als die einzigen Reizqualitäten können daher nur die chemischen, mechanischen, thermischen, photischen und elektrischen Veränderungen in der Umgebung eines Organismus gelten, und diesen wenigen Gruppen lassen sich in der Tat alle einzelnen Reize unterordnen.

2. Die Reizintensität.

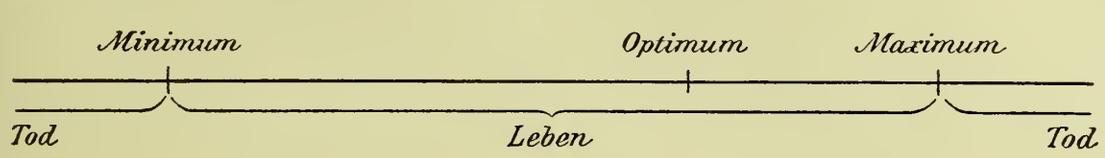
Um die Vorstellung von dem Verhältnis der Reize zu den Lebensbedingungen noch klarer zu gestalten, müssen wir, nachdem wir die Reizqualitäten kennen gelernt haben, nunmehr den Verhältnissen der Reizintensität unsere Aufmerksamkeit zuwenden.

Eine jede äufsere Lebensbedingung kann in verschiedenem Grade erfüllt sein: Die Zufuhr von Nahrung, Sauerstoff etc. kann eine sehr geringe, aber auch eine sehr grofse, die Temperatur eine sehr niedrige, aber auch eine sehr hohe sein, kurz, jede Lebensbedingung kann graduell zwischen sehr weiten Grenzen schwanken, ohne dafs das Leben dadurch gefährdet wird. Dennoch sind solche Grenzen von den meisten Lebensbedingungen bekannt, eine obere und eine untere, die wir als Maximum und Minimum bezeichnen. Nur zwischen diesen beiden Grenzwerten jeder Lebensbedingung ist das Leben dauernd möglich. Werden sie überschritten, dann entwickelt sich der Tod. Aber nicht alle Punkte zwischen den beiden Grenzwerten sind in gleichem Mafse günstig für das Gedeihen des Lebens. Die Intensität des Lebensvorgangs ist eine geringere, wenn die Lebensbedingung Werte vorstellt, die nahe dem Maximum oder dem Minimum liegen,

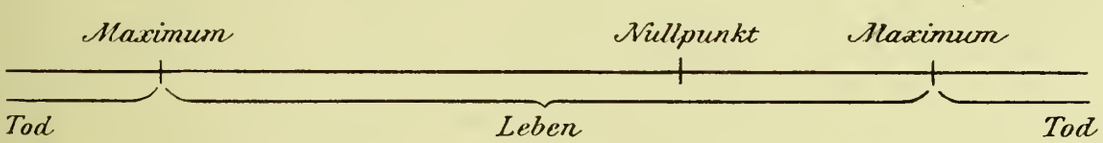
---

[1]) James Braid: „Der Hypnotismus“. Ausgewählte Schriften von J. Braid. Deutsch herausgegeben von W. Preyer. Berlin 1882.

als wenn sie einen mittleren Wert besitzt. Denjenigen Wertgrad einer jeden Lebensbedingung, bei dem das Leben am besten gedeiht, bei dem die Intensität des Lebensvorgangs am gröfsten ist, bezeichnen wir als Optimum. Das Optimum liegt aber durchaus nicht immer in der Mitte zwischen Minimum und Maximum, in vielen Fällen näher dem Maximum, in anderen Fällen näher dem Minimum.



Nach diesem Schema der Lebensbedingungen läfst sich ohne weiteres der Begriff des Reizes veranschaulichen. Stellen wir uns vor, ein Organismus befände sich im Optimum irgend einer Lebensbedingung, etwa der Temperatur, so wirkt jede Schwankung der Temperatur, sei es nach der Richtung des Maximums, sei es nach der Richtung des Minimums hin, als Reiz. Derjenige Wert jeder Lebensbedingung, an den der Organismus angepafst ist, stellt sein Optimum vor, er bezeichnet den Indifferenzpunkt der Reizung; hier ist der Reiz gleich O. Ändern sich die Werte der Lebensbedingung nach dem Maximum oder Minimum zu, so wächst damit auch die Intensität des Reizes, bis sie das Maximum oder Minimum erreicht. Die Intensität des Reizes hat also ein Minimum, das mit dem Optimum der betreffenden Lebensbedingung zusammenfällt, und zwei Maxima, das eine beim Minimum, das andere beim Maximum der betreffenden Lebensbedingung. Bei übermaximaler Reizung entwickelt sich der Tod. Wenn wir daher das Schema für die Reizung entwerfen, so müssen wir dieselben Punkte verzeichnen, wie auf dem Schema für die Lebensbedingungen, nur dafs wir hier den Punkten andere Namen geben, denn das Optimum wird für den Reiz zum Nullpunkt, das Minimum und Maximum werden beide zu Maximis. Jede Intensitätsschwankung zwischen dem Nullpunkt und den beiden Maximis wirkt als Reiz.



Dieses Schema umfafst alle Reizqualitäten, auch diejenigen, welche, wie gewisse chemische und die elektrischen Reize, unter normalen Verhältnissen überhaupt nicht mit dem Organismus in Beziehung treten. Die letzteren Reizqualitäten sind nur Faktoren, welche unter den Lebensbedingungen in keinem Intensitätsgrade vertreten sind, deren vollständiges Fehlen also dem Optimum entspricht. Sie können daher nur Ein Maximum haben, so dafs für sie nur der rechte Teil des Schemas in Betracht kommt. Auch in der allgemeinen Definition des Reizes, die als Reiz jede Veränderung der äufseren Faktoren bezeichnet, welche auf einen Organismus einwirken, sind diese Reizqualitäten mit einbegriffen, denn diese Definition gilt ebensowohl für die Faktoren, welche, wie z. B. die Wärme, in einem bestimmten Intensitätsgrade selbst als Lebensbedingungen fungieren, als auch für

diejenigen Faktoren, welche, wie z. B. die Elektrizität, unter gewöhnlichen Verhältnissen gar nicht in der Umgebung des Organismus vorhanden sind, also überhaupt nicht als Lebensbedingungen existieren.

Bei unserer Betrachtung der Reizintensität bedarf noch Ein Punkt der Erwähnung. Stellen wir uns vor, ein Organismus, etwa ein Muskel, befände sich unter Bedingungen, wo kein Reiz ihn berührt, und wir liefsen nun, von der Intensität 0 an aufwärts steigend, einen Reiz, der sich, wie etwa der galvanische Strom, bequem und fein in seiner Intensität abstufen läfst, auf ihn einwirken. Dann sollten wir erwarten, dafs, sobald wir die Intensität über 0 gesteigert haben, der Muskel Reizerscheinungen zeigt, d. h. eine Zuckung ausführt. Das ist aber nicht der Fall. Wir können die Intensität des Reizes vom Nullpunkt an noch beträchtlich steigern, ehe der Muskel auch nur die geringste Zuckung ausführt. Erst wenn die Intensität des Reizes eine bestimmte Höhe erreicht hat, sehen wir, dafs der Muskel mit einer Zuckung auf den Reiz antwortet, und von hier an bleibt die Zuckung niemals aus und wird bis zu einem bestimmten Grade nur noch energischer, je weiter wir die Intensitätssteigerung treiben. Der Reiz wirkt also erst von einer bestimmten Intensität an, und diesen Punkt bezeichnen wir als „Reizschwelle“. Unterhalb der Schwelle ist der Reiz wirkungslos. Anderseits aber steigert sich oberhalb der Schwelle auch die Reizwirkung mit zunehmender Intensität. Für die verschiedenen Formen der lebendigen Substanz ist der Schwellenwert eines Reizes sehr verschieden. So werden z. B. Nervenfasern schon durch äufserst schwache galvanische Reize in Tätigkeit gesetzt, während Amöben sehr starke galvanische Ströme verlangen, ehe sie eine Reaktion zeigen. Und das gleiche gilt von allen anderen Reizqualitäten gegenüber den verschiedenen Formen der lebendigen Substanz.

3. Die trophischen Reize.

Unserer bisherigen Betrachtung lag, der Übersichtlichkeit wegen, immer die Vorstellung zu Grunde, dafs ein gewisser Gegensatz zwischen Lebensbedingung und Reiz existiere, insofern die Lebensbedingung einen stabilen, gegebenen Zustand repräsentiere und der Reiz jede Veränderung dieses Zustandes. Allein diese scharfe Unterscheidung läfst sich nicht durchweg aufrechterhalten, und zwar aus dem Grunde, weil in Wirklichkeit die Lebensbedingungen durchaus nicht vollkommen stabile und kontinuierlich wirkende Faktoren sind, sondern in der Natur fortwährend Schwankungen erfahren. Daher können gewisse Lebensbedingungen unter Umständen auch als Reize betrachtet werden oder, was dasselbe ist, gewisse Reize als notwendige Lebensbedingungen fungieren. Ein paar konkrete Fälle werden dieses Verhältnis ohne weiteres klar machen.

Die Nahrung steht allen denjenigen Organismen, welche sich nicht in einem dauernd gleichbleibenden Nährmedium befinden, welche sich vielmehr ihre Nahrung selbst suchen müssen, nur in unregelmäfsigen Zwischenräumen zur Verfügung. Es wechseln Perioden des Nahrungsbedürfnisses und des Nahrungsüberflusses miteinander ab. Hat ein solcher Organismus längere Zeit keine Nahrung bekommen, hat z. B. eine Amöbe, die sich von Algen nährt, längere Zeit ihre Nahrung entbehrt, und kommt sie nun zufällig wieder an eine Stelle, wo sich Algen befinden, so wirken diese Nahrungsorganismen als Reiz auf die

Amöbe und veranlassen sie, heranzukriechen und zu fressen. Hier wirkt die Nahrung als Reiz, obwohl sie doch eine notwendige Lebensbedingung ist. Analoge Fälle haben wir im Zellenstaat. Das einfachste Beispiel bieten die grünen Pflanzen. Eine ihrer wichtigsten Lebensbedingungen bildet das Licht. Ohne Licht findet keine Spaltung der Kohlensäure, keine Stärkebildung, keine Assimilation in den grünen Teilen der Pflanze statt; die Pflanze geht zu Grunde. Dennoch ist diese Lebensbedingung den weitgehendsten Intensitätsschwankungen unterworfen, denn Licht wechselt fortwährend mit Dunkelheit, wirkt also als Reiz. In der Tat können wir nicht nur den Assimilationsprozefs als Reizerscheinung auffassen, sondern der Lichtreiz erzeugt daneben noch eine Reihe anderer, ganz augenfälliger Reizwirkungen, die sich in Bewegungserscheinungen äufsern. Auch im tierischen Zellenstaat sind solche Fälle, in denen Reize geradezu Lebensbedingung sind, in grofser Zahl bekannt. Hier werden den Gewebezellen die Reizimpulse, welche im Zentralnervensystem erzeugt werden, übermittelt durch die Nervenfasern. Ein Muskel z. B. bewegt sich nur, wenn ihm ein Reiz vom Gehirn oder Rückenmark her durch seinen Nerven zugeleitet wird. Schneiden wir aber den dazu gehörigen Nerven durch, oder machen wir ihn sonst auf irgend eine Weise unfähig, die Reizimpulse vom Zentralnervensystem her auf den Muskel zu übertragen, dann finden wir, dafs der Muskel, welcher sich nicht mehr bewegen kann, nach einiger Zeit atrophiert. Ja, in geringerem Grade sehen wir schon einen Muskel schwächer werden und an Masse abnehmen, wenn wir ihn wenig gebrauchen, d. h. wenn wir ihm vom Zentralnervensystem wenig Reizimpulse zusenden. Man spricht dann von einer „Inaktivitätsatrophie“. Und das gilt nicht blofs von den Muskelzellen, sondern von allen Geweben, denen durch ihre Nerven keine Reizimpulse mehr zugeleitet werden. In Fällen, wo durch irgend eine Krankheit eine Nervenstrecke für die Reizleitung vorübergehend unwegsam geworden ist, sucht daher die ärztliche Behandlung erfolgreich die Atrophie der dazu gehörigen Gewebe zu verhindern, indem sie dieselben durch elektrische Ströme künstlich zu reizen sich bemüht, und gerade in dieser Wirkung des galvanischen Stromes dürfte überhaupt die einzige therapeutische Bedeutung der Elektrizität liegen. Auch die Erstarkung eines Organs durch Übung gehört in die Reihe dieser Erscheinungen. Durch fortgesetzte Übung kann man einen Muskel von mittlerer Stärke, wie jeder Turner, Fechter, Ruderer, Bergsteiger weifs, in kurzer Zeit in ein Organ von ganz bedeutender Stärke und Ausdauer verwandeln, dessen Masse mit der Übung ganz beträchtlich gewinnt. Die Wirkung aller Übung beruht ebenfalls nur darauf, dafs dem betreffenden Organe fortwährend Reizimpulse zugeführt werden, die es in Tätigkeit versetzen.

Aus allen diesen Beispielen geht mit Deutlichkeit hervor, dafs gewisse Reize gleichzeitig sehr wichtige Lebensbedingungen sein können, und diese Reize, die zur dauernden Erhaltung des Lebens notwendig sind, ohne welche die Ernährung, der Stoffwechsel der betreffenden Organe nicht dauernd ungestört bestehen kann, bezeichnen wir als trophische Reize.

Die trophischen Reize stehen aber nicht etwa in einem Gegensatz zu den anderen Reizen, sondern der Begriff des trophischen Reizes bezeichnet lediglich eine besondere Eigentümlichkeit ihrer Wirkung,

und die verschiedenartigsten Reize können eine trophische Wirkung haben. Man hat im Hinblick auf die trophischen Reize, welche durch die Nerven im tierischen Organismus den Geweben übermittelt werden, geglaubt, besondere trophische Nervenfasern und Nervenzentra neben den Nervenfasern und Zentren von bekannter Wirkung annehmen zu müssen, Nervenfasern, die gar nichts mit der eigentümlichen Funktion der betreffenden Gewebe, die sie versorgen, zu tun haben, sondern lediglich ihre Ernährung und ihren Stoffwechsel regulieren sollten. Dieser Gedanke der sogenannten trophischen Nerven hat viel Unheil und Verwirrung in der Physiologie und in der Medizin angerichtet und noch in neuerer Zeit manchen Forscher zu den abenteuerlichsten Vorstellungen und vermeintlichen Entdeckungen verleitet. Und dennoch ist für jeden kritischen Forscher, der eine bestimmte Anschauung mit den Begriffen zu verbinden gewöhnt ist, mit denen er umgeht, die unklare Idee der trophischen Nerven nichts anderes als ein Stück vom alten Mystizismus der Vitalisten. Wir sehen denn auch, dafs es durchaus nicht der Annahme besonderer trophischer Nerven und eigener trophischer Reize, die neben den anderen Reizen existieren, bedarf, um die Erscheinungen zu erklären, sondern dafs die Nerven, welche die charakteristische Funktion eines jeden Gewebes beeinflussen, eben *dadurch* den Stoffwechsel der betreffenden Zellen regulieren, mit anderen Worten, dafs *jeder* Nerv für das Gewebe, das er versorgt, als trophischer Nerv dient, indem die Impulse, die er vermittelt, eben für das Gewebe eine Lebensbedingung vorstellen.

B. Die Reizbarkeit der lebendigen Substanz.

1. Der Begriff der Reizbarkeit und die Art der Reizwirkungen.

Jeder Reizungsvorgang erfordert zwei Faktoren: einerseits einen Reiz, anderseits einen Körper, welcher reizbar ist. Treten beide Faktoren in Beziehung miteinander, so resultiert daraus eine Reizerscheinung, eine Reizwirkung, ein Reizerfolg, eine Reaktion. Die Reize haben wir eben genauer kennen gelernt, beschäftigen wir uns nunmehr mit der Reizbarkeit.

Wenn wir den Begriff der Reizbarkeit (Irritabilität) in einer allgemein gültigen Form definieren wollen, können wir nur sagen: *Die Reizbarkeit der lebendigen Substanz ist ihre Fähigkeit, auf Veränderungen in ihrer Umgebung mit einer Veränderung ihres stofflichen und dynamischen Gleichgewichts zu reagieren.* Alle anderen Momente, die man noch in die Definition aufnehmen wollte, würden nur auf spezielle Fälle Anwendung finden. Dennoch hat man vielfach, mehr oder weniger unbewufst, den Begriff, ohne ihn fest zu definieren, mit einzelnen Spezialfällen verknüpft. Indem man z. B. besonders das Verhältnis der Gröfse des Reizes zur Gröfse des Reizerfolges ins Auge fafste, hat man als Typus der Reizwirkung allein diejenigen Fälle angesehen, in denen durch die verschwindend geringe Energiemenge, welche als Reiz einwirkt, die Produktion einer enormen Menge von Energie als Reizwirkung hervorgerufen wird, und hat demgemäfs in einseitiger Auffassung als Reizbarkeit der lebendigen Substanz die Fähigkeit

betrachtet, auf geringe Reize mit einer unverhältnismäfsig grofsen Energieentfaltung zu antworten. In der Tat ist dieser Fall, wenn er auch nur ein spezielleres Verhalten repräsentiert, doch besonders augenfällig und weit verbreitet, so dafs es sich lohnt, auf das Energiegetriebe dabei etwas näher einzugehen.

Nehmen wir als reizbaren Körper einen Muskel mit seinem Nerven und als Reiz den mechanischen Reiz des Druckes, dann können wir folgende Anordnung treffen (Fig. 156). Wir hängen den Wadenmuskel (Musculus gastrocnemius) eines Frosches, dessen Nerven (Nervus ischiadicus) wir frei präpariert haben, senkrecht an einem Muskelhalter auf, indem wir den Oberschenkelknochen, an dem der Muskel mit seinem oberen Ende entspringt, in einer Klemme befestigen. Das untere Ende des Muskels ist mit der Achillessehne vom Knochen abgeschnitten und in der Sehne selbst mit einem Schlitz versehen worden, in dem ein Haken mit einem längeren Faden befestigt ist. Dieser Faden ist über zwei leicht bewegliche Rollen geleitet und trägt an seinem anderen Ende in einer Schale ein Gewicht von 100 gr. Der

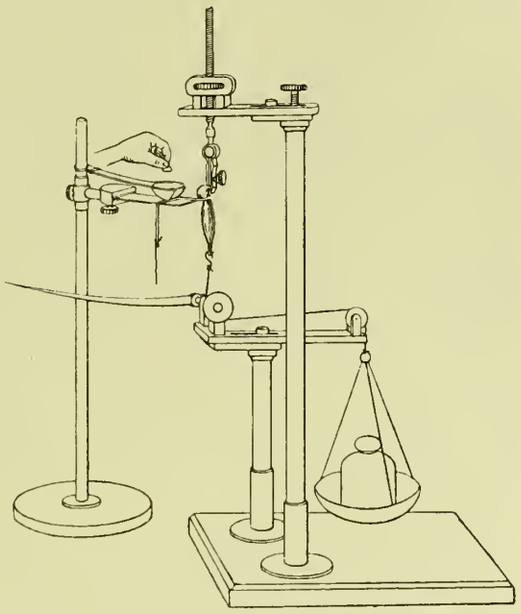


Fig. 156. Apparat zur Demonstration der Ungleichheit zwischen der Gröfse des Reizes und Reizerfolges. In einem Myographen ist ein Nervmuskelpräparat eingespannt, dessen Muskel mit einem Gewicht von 100 g belastet und dessen Nerv über eine mittels eines Stativs aufgestellte Glasplatte gelegt ist. Auf dem Nerven ruht ein kleines Aluminiumschälchen mit scharfem Kiel an der Unterseite, in das ein 10 g-Gewicht aus ca. 1 cm Höhe hinabfällt Im Moment dieser Reizung zuckt der Muskel und hebt das 100 g-Gewicht etwa 1 cm in die Höhe.

Nerv des Muskelpräparats liegt auf einem horizontalen Stativ ausgestreckt. Jede Reizung des Nerven veranlafst eine Zuckung des Muskels. Lassen wir jetzt aus der Höhe von etwa 1 cm ein Gewicht von 10 gr auf den Nerven herabfallen, so dafs der Nerv durch den Druck mechanisch gereizt wird, so entsteht im Moment der Reizung eine Zuckung des Muskels, und der Muskel hebt das Gewicht von 100 gr etwa um 1 cm in die Höhe. Hier ist also die Energiemenge, welche der Arbeit des Muskels entspricht, etwa zehnmal gröfser als die Energiemenge, welche als Reiz auf den Muskel eingewirkt hat, ja das Mifsverhältnis läfst sich unter günstigen Bedingungen sogar noch weit gröfser gestalten. Nach dem Gesetz von der Erhaltung der Energie ist es klar, dafs die beträchtliche Energiemenge, welche bei der Reaktion nach aufsen frei wird, nicht aus der Umwandlung der geringen Energiemenge stammen kann, die im Reize dem Organismus zugeführt worden ist. Sie mufs also aus dem Organismus selbst herrühren und mufs schon vorher als potentielle Energie im Organismus aufgespeichert gewesen sein. Wir haben uns daher vorzustellen, dafs die Reizbarkeit in diesem Falle darauf beruht, dafs grofse Mengen

potentieller Energie in der lebendigen Substanz des Muskels angesammelt sind, so dafs es nur der Zufuhr einer kleinen Energiemenge bedarf, um sie in aktuelle Energie zu verwandeln. Eine derartige Reizbarkeit und Reizwirkung ist aber durchaus nicht auf die lebendige Substanz beschränkt. An leblosen Körpern können wir analoge Verhältnisse herstellen. Wenn wir eine starke Feder spannen und durch einen dünnen Faden, der eben der Spannkraft das Gleichgewicht hält, zusammenbinden, so stellt die Feder einen Körper vor, in dem eine grofse Menge potentieller Energie aufgespeichert ist, obwohl er sich vollkommen in Ruhe befindet. Berühren wir aber jetzt mit der Schneide eines scharfen Messers nur ganz leise den Faden, welcher die Feder zusammenhält, so schnellt die Feder mit grofser Gewalt auseinander und leistet nach aufsen bedeutende Arbeit. Die potentielle Energie der Feder ist durch den kleinen Reiz, den das Zertrennen des Fadens repräsentiert, in aktuelle Energie verwandelt worden; das Zertrennen des Fadens hat, wie wir sagen, die Federkraft „ausgelöst“. Um eine solche „Auslösung“ handelt es sich auch bei den explosiblen Körpern, und da wir hier eine Auslösung chemischer Spannkraft vor uns haben, ist die Ähnlichkeit mit den Auslösungsvorgängen der lebendigen Substanz noch gröfser, denn auch in letzterer ist die potentielle Energie nur in Form chemischer Spannkraft aufgespeichert. In einer erbsengrofsen Menge von Nitroglycerin ist eine solche Menge potentieller Energie enthalten, dafs es nur eines schwachen Stofses bedarf, um eine wahrhaft zerschmetternde Wirkung auszulösen. Ebenso wie das Nitroglyzerinmolekül ist auch die lebendige Substanz explosibel, wenn auch in einer Weise, die nicht so vernichtende Wirkungen hervorruft.

Allein die Auslösungsvorgänge sind, wie gesagt, nur spezielle Fälle der Reizwirkungen, und das Verhältnis zwischen Reiz und Reizerfolg kann in anderen Fällen ein durchaus anderes sein, denn es gibt einerseits Reize, die, wie etwa Herabsetzung der Temperatur, Entziehung von Nahrung, Abschlufs von Sauerstoff etc. überhaupt nicht in der Einwirkung, sondern vielmehr in der Entziehung einer gröfseren Energiemenge bestehen, und es existieren anderseits Reizwirkungen, die gar nicht in einer Erhöhung, sondern vielmehr in einer Herabsetzung, ja in einer vollständigen Unterdrückung aller Energieproduktion zum Ausdruck kommen, wie etwa die Wirkungen der Narkotica. Demnach müssen wir es sogar als ein Charakteristikum des Reizvorganges betrachten, dafs zwischen Reiz und Reizwirkung überhaupt kein bestimmtes Verhältnis bezüglich der Energiegröfsen besteht, das Anspruch auf allgemeine Gültigkeit machen könnte. Wir können daher, wenn wir den Begriff der Reizbarkeit allgemein gültig fassen wollen, nur die obige Definition aufstellen. Dann müssen wir bezüglich der Reizwirkungen sagen: Die allgemeine Wirkung aller Reize auf die lebendige Substanz besteht in einer Veränderung der spontanen Lebenserscheinungen.

Bei der ungeheuren Mannigfaltigkeit der Lebenserscheinungen je nach der Zusammensetzung der lebendigen Substanz und bei der grofsen Fülle verschiedener Reize ist es daher von vornherein begreiflich, dafs die Reizerscheinungen im einzelnen überaus mannigfaltig sein müssen. Dazu kommt, um die Mannigfaltigkeit der Reizwirkungen noch zu vermehren, dafs nicht nur die verschiedenen Reiz-

qualitäten, sondern auch die verschiedene Intensität, sowie der zeitliche und örtliche Umfang einer Reizung unter Umständen ganz verschiedene Erscheinungen hervorrufen können. Diese grofse Mannigfaltigkeit der Reizerscheinungen in Verbindung mit der Tatsache, dafs die allgemeinen Reizwirkungen erst in letzter Zeit methodisch untersucht worden sind, läfst es vorläufig noch sehr schwierig erscheinen, allgemeine Gesetze für die Reizwirkungen aus den Tatsachen abzuleiten. Dennoch ist es möglich, für einzelne Gruppen von Reizerscheinungen auch gemeinschaftliche Eigentümlichkeiten empirisch festzustellen.

Die Veränderungen, welche die spontanen Lebenserscheinungen unter dem Einfluſs von Reizen erfahren, sind verschiedener Art. Erstens können die spontanen Lebenserscheinungen in ihrer Qualität unverändert bleiben und nur quantitative Veränderungen erfahren. Das kann sich entweder in einer Steigerung, sei es aller, sei es einzelner Lebenserscheinungen äufsern — dann bezeichnen wir die Reizwirkung als „Erregung“ — oder es kann in einer Herabsetzung aller oder einzelner Lebenserscheinungen zum Ausdruck kommen, — dann sprechen wir von einer „Lähmung“.

Zweitens aber können die spontanen Lebenserscheinungen auch in ihrer Art gänzlich verändert werden, so dafs völlig neue Erscheinungen auftreten, die sonst im Leben der Zelle gar nicht vorkommen. Eine solche Reizwirkung haben wir z. B. vor uns in den metamorphotischen Erscheinungen der nekrobiotischen Prozesse [1]), wo unter mancherlei, zum Teil noch gar nicht bekannten Einwirkungen die Zellen des Körpers Stoffe bilden, die, wie die Amyloïdsubstanz, ihnen im ungestörten Leben völlig fremd sind. Allein diese Reizwirkungen sind noch recht wenig untersucht, und soweit man bis jetzt urteilen kann, scheint es, als ob sie nur sekundäre Folgen der quantitativen Veränderungen von normalen Lebenserscheinungen sind. So kann man sich z. B. vorstellen, dafs bei den metamorphotischen Prozessen das Auftreten von fremden Substanzen in der Zelle darauf beruht, dafs ein oder mehrere Glieder der normalen Stoffwechselkette infolge von chronischer Reizung allmählich herabgesetzt oder ganz ausgefallen sind, so dafs Verbindungen, die sich auch normalerweise bilden, die aber wegen sofortiger weiterer Umsetzung nicht zur Anhäufung kommen, nunmehr in gröfserer Menge sich aufspeichern, weil die Stoffwechselglieder, die zu ihrer Umsetzung nötig sind, jetzt nicht mehr existieren. Indessen, das kann vorläufig nur Vermutung bleiben. Unsere Betrachtung wird sich daher hauptsächlich mit den Erregungs- und Lähmungserscheinungen zu beschäftigen haben. Es ist jedoch nicht überflüssig, unsere Begriffsbestimmungen von Reiz, Erregung und Lähmung, sowie das Verhältnis dieser Dinge zu einander vorher noch einmal scharf zu betonen, da in der Physiologie nicht selten durch die meist stillschweigend angenommene falsche Vorstellung, dafs ein Reiz stets Erregung erzeugen müsse, eine grofse Verwirrung und Schwierigkeit in der Beurteilung der Erscheinungen entstanden ist. Das können wir vermeiden, wenn wir folgende Definitionen fest im Auge behalten:

1. Reiz ist jede Veränderung in den äufseren Lebensbedingungen eines Organismus.

---

[1]) Vergl. pag. 353.

2. Erregung ist jede Steigerung, sei es einzelner, sei es aller Lebenserscheinungen.
3. Lähmung ist jede Herabsetzung einzelner oder aller Lebenserscheinungen.
4. Die Wirkung der Reize kann in Erregung oder in Lähmung bestehen.

2. Die Dauer der Reizwirkungen.

Eine andere Frage, die bisher freilich noch viel weniger eine systematische Behandlung erfahren hat, die Frage nach der Dauer der Reizwirkungen, verdient nicht minder Interesse, denn sie steht in engster Beziehung mit Problemen, die, wie z. B. die Erscheinungen der Anpassung, der Immunisierung etc., zum Teil eine weitgehende praktische Bedeutung besitzen. Es ist zu erwarten, dafs diese Verhältnisse, die für eine experimentelle, zellularphysiologische Untersuchung ein sehr dankbares Objekt abgeben, bald mehr Aufmerksamkeit auf sich ziehen werden. Vorläufig sind es nur wenige zusammenhangslose Erfahrungen ganz allgemeiner Natur, die wir hier verzeichnen können.

Im allgemeinen können wir sagen, dafs die Dauer der Reizwirkung in erster Linie von der Dauer und Intensität des Reizes abhängt, und dafs sie nach dem Aufhören des Reizes um so schneller abklingt, je kürzer und schwächer der Reiz war, bis schliefslich der ursprüngliche Zustand wiederhergestellt ist. Indessen verdienen doch einige spezielle Fälle noch besondere Beachtung.

Fassen wir zunächst die Verhältnisse bei andauernder Reizung ins Auge, so sehen wir hier, dafs gewöhnlich die Reizwirkung während der Dauer des Reizes eine Änderung erleidet, und zwar je nach der Intensität des Reizes. Bei schwachen Reizen finden wir nach einiger Zeit ein Nachlassen und schliefslich ein Aufhören der Reizwirkung; es ist eine Gewöhnung, eine Anpassung an den Reiz eingetreten. Derartige Erscheinungen sind sehr leicht an den verschiedensten Objekten und bei Anwendung der verschiedenartigsten Reizqualitäten zu beobachten. So gelingt es z. B., wie Engelmann[1]) und andere[2]) gezeigt haben, mannigfache einzellige Organismen an verhältnismäfsig starke Salzlösungen zu gewöhnen, die anfangs deutliche Reizerscheinungen hervorrufen. Bringt man ein Actinosphaerium, das seine Pseudopodien sonnenstrahlenartig ausgestreckt hat, in eine schwache Lösung von Natriumbikarbonat, so zieht es allmählich alle Pseudopodien ringsherum ein und wird zur Kugel. Bald aber treten wieder feine Pseudopodienspitzen aus der Oberfläche hervor, die sich strecken und verlängern, bis das Actinosphaerium wieder seine frühere Gestalt angenommen hat und vollkommen normal geworden ist. Durch successive Steigerung der Konzentration kann man denselben Erfolg mehrmals hintereinander erzielen. Auch an schwache Giftlösungen, an hohe Temperaturen, an intensives Licht etc. treten solche Anpassungen ein. Sind die Reize dagegen stark, so findet keine Anpassung statt, sondern es entwickeln sich die Erscheinungen der Ermüdung und Er-

[1]) Engelmann: „Physiologie der Protoplasma- und Flimmerbewegung.“ In Hermanns Handbuch d. Physiol. Bd. I.

[2]) Verworn: „Psycho-physiologische Protistenstudien. Experimentelle Untersuchungen.“ Jena 1889.

schöpfung, die wir an anderer Stelle noch näher kennen lernen werden. Die Reizbarkeit nimmt mehr und mehr ab, und schliefslich ist der Tod die Folge. Diesen Erscheinungen der Anpassung einerseits. und der Ermüdung anderseits stehen einige Fälle gegenüber, in denen bei andauernder Reizung auch die Reizwirkungen dauernd in gleicher Stärke bestehen bleiben. Beispiele davon liefern uns gewisse Muskeln des Säugetierkörpers, die sich in einem dauernden Erregungszustande befinden, die, wie man sagt, einen „Tonus“ besitzen. Es sind das besonders die Schliefsmuskeln der Harnblase und der Afteröffnung. Diese Muskeln befinden sich kontinuierlich in einem Zustande der Kontraktion, der veranlafst wird durch Reize, welche ununterbrochen von den Zellen des Nervensystems her auf sie einwirken. Auch von den Skelettmuskeln wissen wir, dafs sie dauernd einen allerdings je nach der Körperlage und Haltung fortwährend an Intensität wechselnden Tonus besitzen, der unterhalten wird durch die ihnen auf dem Wege des Nervensystems übermittelten, meist von der Peripherie kommenden schwachen Reize. So wirkt z. B. die Lage

Fig. 157. Meerschweinchen, bewegungslos auf dem Rücken liegend, mit tonisch kontrahierten Extremitätenmuskeln. Die Beine ragen starr in die Luft.

und Haltung des Körpers selbst als Reiz und bewirkt reflektorisch die Unterhaltung eines bestimmten Tonus gewisser Muskeln, wie das etwa beim Stehen des Menschen der Fall ist. Besonders augenfällig wird das aber, wenn man Tiere in eine abnorme Lage bringt, die sie reflektorisch wieder in ihre normale Stellung zu verwandeln streben, und wenn man dieses Bestreben der Lagekorrektion künstlich verhindert, so dafs der Reiz der abnormen Lage nun dauernd einwirkt und die zur Lagekorrektion innervierten Muskeln in eine andauernde tonische Kontraktion versetzt. Das ist der Fall bei den fälschlich als tierische Hypnose bezeichneten Erscheinungen [1]).

Ergreifen wir z. B. ein Meerschweinchen sicher, aber ohne es stark zu drücken, mit den Händen und drehen es plötzlich auf den Rücken, so macht es einige kurze Abwehrbewegungen und bleibt dann regungslos auf dem Rücken liegen. Dabei bemerken wir, dafs die Muskeln der Extremitäten, die eben noch ihre abwehrenden Bewegungen ausführten, ziemlich stark kontrahiert sind, so dafs die Extremitäten starr in die Luft ragen (Fig. 157). Dieser Zustand der tonischen Er-

[1]) Verworn: „Beiträge zur Physiologie des Zentralnervensystems. I. Teil: Die sogenannte Hypnose der Tiere.“ Jena, Gustav Fischer, 1898.

regung kann, wenn das Tier nicht gestört wird, eine halbe Stunde andauern.

Bei kurzer Reizung pflegen die Reizwirkungen nach dem Aufhören des Reizes meist ziemlich bald wieder dem normalen Zustande des Organismus Platz zu machen, doch gibt es einzelne Fälle, in denen das Erlöschen der Reizwirkung nicht unmittelbar beginnt, sondern in denen sich eine längere, unter Umständen eine sehr lange Nachwirkung des Reizes bemerkbar macht. So kommt es vor, dafs ein einzelner, kurz dauernder Reiz gewisse Ganglienzellen und die von denselben innervierten Muskeln in eine langdauernde tonische Erregung versetzt.

Hierher gehören die Erscheinungen eines andauernden Reflextonus nach kurzdauernder Reizung bei grofshirnlosen Fröschen. Wenn man einen grofshirnlosen Frosch, der ruhig in seiner gewöhnlichen Hockstellung dasitzt (Fig. 158 *A*), sanft an beiden Seiten der Wirbelsäule zwischen zwei Fingern reibt, so erhebt er sich auf seine Extremitäten, indem er die Muskeln derselben kontrahiert, und bleibt in dieser grotesken Stellung unter Umständen länger als eine Stunde

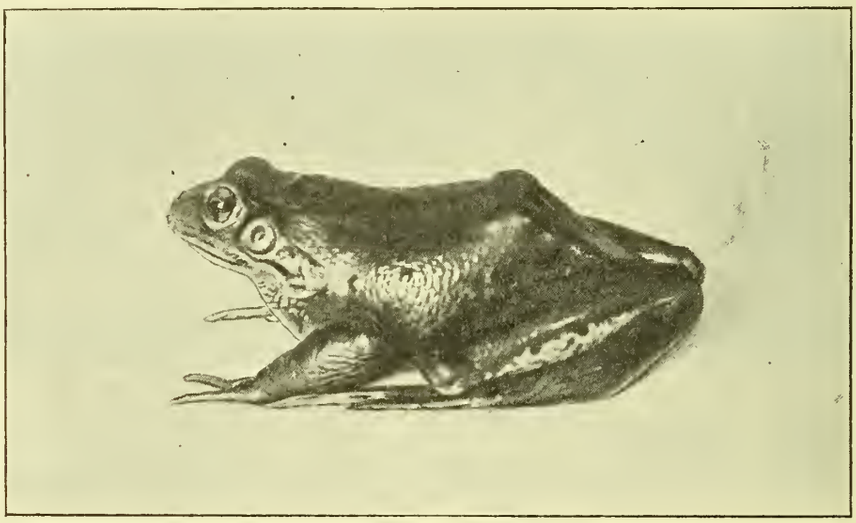


Fig. 158 *A*. Grofshirnloser Frosch in gewöhnlicher Hockstellung.

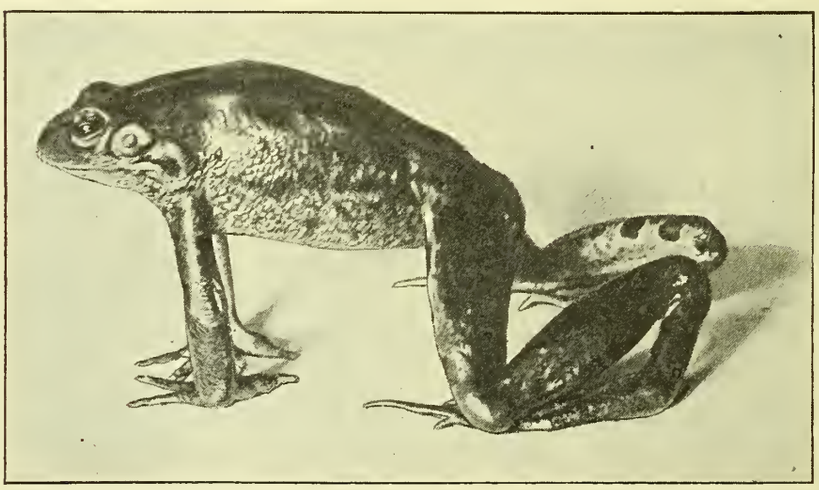


Fig. 158 *B*. Grofshirnloser Frosch in der Stellung des allgemeinen Reflextonus. Die Extremitätenmuskeln und die Rückenmuskeln sind dauernd kontrahiert, so dafs der Frosch auf erhobenen Beinen mit Katzenbuckelstellung unbeweglich stehen bleibt.

stehen (Fig. 158*B*). Durch geeignete Operationen kann man feststellen, daſs dabei durch den mechanischen Hautreiz die Ganglienzellen der Mittelhirnbasis in einen tonischen Erregungszustand geraten sind, der sich den sämtlichen Körpermuskeln, die von hier aus innerviert werden, mitteilt[1]).

Am interessantesten und praktisch am wichtigsten aber sind die Nachwirkungen mancher chemischer Reize, vor allem der Bakteriengifte. Es ist eine alte Erfahrung, daſs der Körper des Menschen und der Tiere nach dem Überstehen gewisser Infektionskrankheiten, wie Pocken, Scharlach, Masern etc., immun wird für eine weitere Infektion mit dem gleichen Krankheitserreger. Bekanntlich ist auf dieser Tatsache die moderne Therapie und Prophylaxe der Infektionskrankheiten begründet worden, insonderheit die Impf- und die Injektionsmethode von Jenner, Koch, Pasteur, Ehrlich, Behring, Roux und anderen. Durch künstliche Einführung des abgeschwächten Infektionsstoffes oder der Stoffwechselprodukte der betreffenden Krankheitserreger oder schlieſslich des Blutserums von Tieren, welche der Infektion ausgesetzt worden waren, hat man willkürlich eine Immunität hervorzurufen gewuſst. Was bei allen diesen rein empirisch gefundenen Behandlungsweisen im Körper vorgeht, entzieht sich freilich noch vollkommen unserer Kenntnis; nur so viel können wir sagen, daſs die einmalige Vergiftung mit den betreffenden Bakteriengiften an den Zellen des Körpers eine Nachwirkung erzeugt, die in manchen Fällen, wie bei der Diphtherie, nur verhältnismäſsig kurze Zeit, in anderen Fällen, wie bei den Pocken, aber viele Jahre und Jahrzehnte hindurch andauern kann. Man steht hier vor einer Erscheinung, deren Erklärung noch kaum angebahnt ist. Es ist aber zu erwarten, daſs ihr Verständnis am meisten gefördert werden dürfte durch zellularphysiologische Versuche, welche die komplizierten und unübersehbaren Bedingungen des Tier- und Menschenkörpers vorerst durch die einfachsten Verhältnisse ersetzen. In der Tat haben einige Versuche mit verschiedenen chemischen Stoffen bei einzelligen Organismen gezeigt, daſs hier analoge Erscheinungen zu erzielen sind. So hat z B. Davenport[2]) Infusorien durch Gewöhnung an schwache Sublimatlösungen für einige Zeit immun gemacht gegen Lösungen von solcher Konzentration, die bei nicht immunisierten Individuen sofort tödlich wirkten. Der zellularphysiologischen Forschung eröffnet sich hier ein ungemein weites und fruchtbares Feld. Überhaupt hat gerade die methodische Erforschung der Reizwirkungen an der einzelnen Zelle nicht bloſs in theoretischer Hinsicht, sondern auch für die praktische Medizin eine ganz fundamentale Bedeutung[3]).

3. Die Reizleitung.

Mit der Reizbarkeit untrennbar verknüpft ist eine andere Eigenschaft der lebendigen Substanz, das ist die Reizleitung. Wird nämlich eine Masse lebendiger Substanz an irgend einem Punkte lokal

---

[1]) Verworn: „Tonische Reflexe.“ In Pflügers Arch. f. d. ges. Physiologie Bd. 65, 1896.

[2]) Davenport and Neal: „Studies in Morphogenesis V. On the acclimatization of organisms to poisonous chemical Substances.“ In Arch. f. Entwicklungsmechanik Bd. 2, 1896.

[3]) Verworn: „Erregung und Lähmung.“ Vortrag, gehalten auf der 68. Versamml. deutscher Naturforscher u. Ärzte zu Frankfurt a. M. 1896.

gereizt, wie man das z. B. sehr einfach durch Berühren oder Stechen mit einer spitzen Nadel erreichen kann, dann bleibt die Reaktion nicht auf den gereizten Punkt beschränkt, sondern der Reizerfolg breitet sich von der Reizstelle mehr oder weniger weit auch über die benachbarten Teile aus.

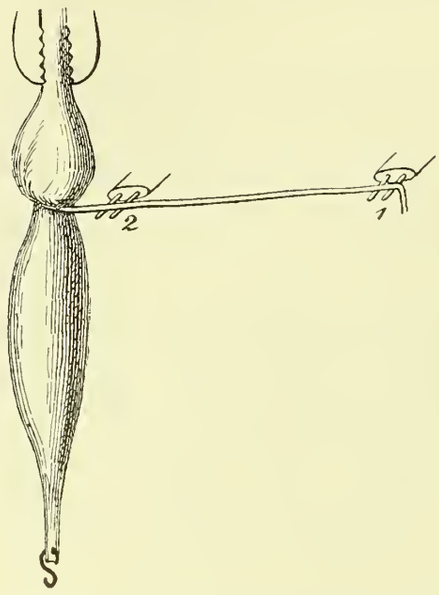


Fig. 159. Musculus gastrocnemius mit Nervus ischiadicus vom Frosch. Das Präparat ist am Oberschenkelknochen, an dem der Muskel ansetzt, in einen Muskelhalter eingespannt und der Nerv wird einmal bei *1*, das andere Mal bei *2* gereizt.

Auch die Fähigkeit der Reizleitung ist aller lebendigen Substanz eigentümlich, nur in sehr verschiedenem Grade. Während die eine Form der lebendigen Substanz den Reizerfolg sehr schnell und sehr weit leitet, pflanzt ihn die andere Form sehr langsam und nur auf die allernächste Umgebung fort.

Am ausgeprägtesten ist die Fähigkeit der Reizleitung bei denjenigen Gebilden, die ausschliefslich für den Zweck der Reizleitung entwickelt sind: das sind die tierischen Nervenfasern. Die Nerven leiten einen Reiz mit ungeheurer Geschwindigkeit auf meterweite Entfernung hin. Helmholtz hat berechnet, dafs im Nerven eines Frosches der Reiz mit einer Geschwindigkeit von 26 m in der Sekunde fortgeleitet wird. Beim Menschen ist die Geschwindigkeit noch gröfser, etwa 34 m in der Sekunde, beim Hummer dagegen, wie Leon Fredericq und van de Velde gezeigt haben, geringer und beträgt etwa 6 m in der Sekunde. Man hat verschiedene Methoden ersonnen, um die Fortpflanzungsgeschwindig-

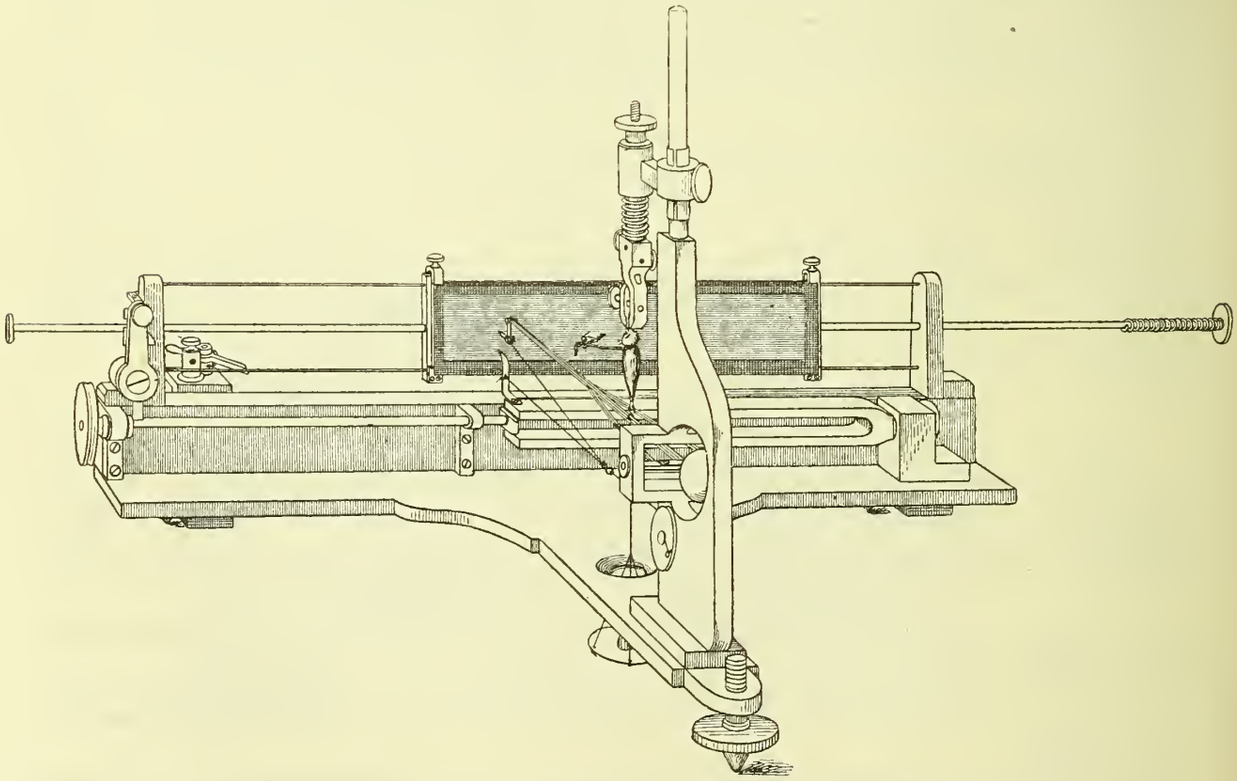


Fig. 160. Du Bois-Reymonds Federmyographion.

keit des Reizes im Nerven zu ermitteln, ein Unternehmen, dafs bei der grofsen Schnelligkeit des Vorganges nicht leicht ist. Das Prinzip aller dieser Methoden beruht auf der Feststellung der Zeitdifferenz zwischen dem Eintritt einer Muskelzuckung, wenn der dazu gehörige Nerv sehr nahe dem Muskel gereizt wird, und dem Eintritt der Zuckung bei Reizung des Nerven an einer entfernteren Stelle. Zu diesem Zwecke kann man das Du Bois-Reymondsche Federmyographion benutzen, einen Apparat, der zur graphischen Darstellung einer Muskelbewegung dient. Der Apparat besteht aus einem Muskelhalter, in dem ein Wadenmuskel vom Frosch, dessen Nerv frei präpariert ist, mit dem Oberschenkelknochen so befestigt wird, dafs er mit einem Hebel in Verbindung steht, der jede Zuckung des Muskels mitmacht und mittels einer feinen Spitze auf einer plötzlich vorbeigeschnellten berufsten Glastafel verzeichnet. Die Glastafel gleitet in einem schlittenartigen Gestell in vertikaler Ebene vor dem Schreibhebel vorbei und wird durch eine Feder in Bewegung gesetzt. Gleichzeitig mit der Auslösung der Federkraft wird auch ein elektrischer Reiz auf den Muskelnerven ausgelöst und aufserdem eine Stimmgabel zum Tönen gebracht, die ihre Schwingungen ebenfalls vermöge einer Schreibspitze auf der schwarzen Glastafel verzeichnet. Reizt man nun einmal den Nerven in einer Entfernung von etwa 3 cm vom Muskel und einmal unmittelbar in der Nähe des Muskels, so erfolgt die Zuckung das erste Mal um eine geringe Zeit später als das

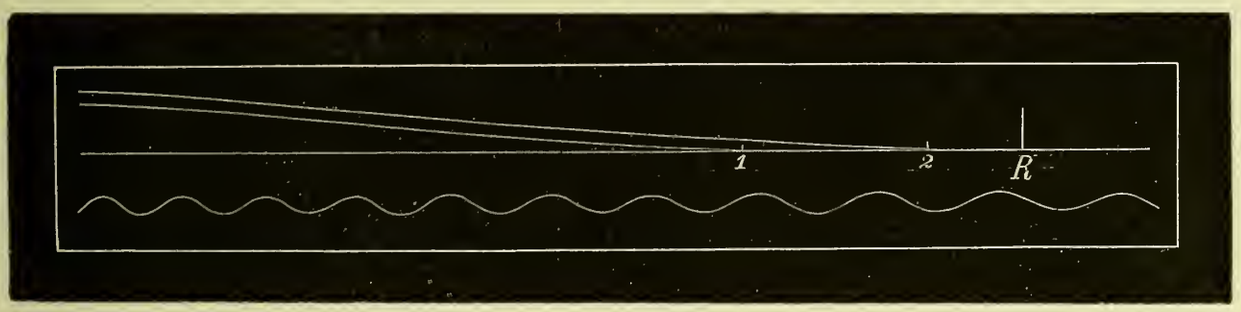


Fig. 161. Aufsteigender Schenkel der myographischen Kurve mit dem Federmyographion aufgenommen. *R* Moment der Reizung, *1* Beginn der Zuckung bei Reizung des Nerven an einer entfernteren Stelle (Fig. 159), *2* Beginn der Zuckung bei Reizung unmittelbar am Muskel. Darunter die Stimmgabelkurve. Die Kurven sind von rechts nach links zu lesen.

zweite Mal, weil der Reiz beim ersten Mal eine längere Strecke zu durchlaufen hat als beim zweiten Mal, ehe er auf den Muskel selbst wirken kann. Diese Differenz in der Zeit, welche in beiden Fällen vergeht vom Moment der Reizung bis zum Eintreten der Zuckung, kann man auf der schwarzen Tafel, auf der sich die Zuckung in Form eine Kurve aufgezeichnet hat, aufserordentlich genau messen an der Anzahl der Stimmgabelschwingungen, welche sich gleichzeitig an der Tafel verzeichnen. Da nämlich die Schwingungszahl der Stimmgabel in einer Sekunde bekannt ist, kann man leicht die Dauer einer einzelnen Schwingung und aus der Anzahl der Schwingungen, welche zwischen dem Eintritt der zweiten und der ersten Zuckung liegen, die Zeit berechnen, welche vergeht, wenn der Reiz eine Nervenstrecke von 3 cm durchläuft. So findet man, dafs die Reizleitungsgeschwindigkeit des Froschnerven unter normalen Bedingungen etwa 26 m in der Sekunde beträgt.

Andere Formen der lebendigen Substanz leiten den Reizerfolg

bedeutend langsamer und manche nur auf ganz kurze Entfernung hin, wobei der Reizerfolg mit der Entfernung allmählich erlischt. Bei sehr langsam leitenden Objekten ist die Geschwindigkeit der Reizleitung mit dem Auge zu verfolgen. So kann man z. B. bei Difflugia, einem Rhizopoden mit zierlichem, aus Sandkörnchen gebautem Gehäuse, die Leitungsgeschwindigkeit der Erregung unter dem Mikroskop an den langen, fingerförmigen Pseudopodien sehr gut daran erkennen, dafs sich von der Reizstelle her fortschreitend an der Oberfläche des Pseudopodienplasmas tröpfchenartige Ausbuchtungen bilden. Reizt man ein solches Pseudopodium durch Berührung mit einer Nadel an der Spitze nur schwach, so breitet sich der Reizerfolg nur auf eine kurze Strecke hin aus, indem die Oberfläche des Pseudopodiums nur leicht wellig wird (Fig. 162 *a*). Reizt man dagegen stärker, so ist der Reizerfolg stärker und wird bedeutend weiter fortgeleitet (Fig. 162 *b*). Stets aber nimmt die Gröfse des Reizerfolges mit der Entfernung von der Reizstelle ab und erlischt schliefslich ganz[1]). Eine ungemein geringe Reizleitung findet man bei manchen Rhizopoden mit fadenförmigen Pseudopodien, z. B. bei Orbitolites (vergl. Fig. 102 pag. 254). Hier bleibt die Erregung selbst bei stärkster Reizung, wie sie die Durchschneidung eines Pseudopodiums vorstellt, auf die allernächste Umgebung der Reizstelle beschränkt, indem sich das Protoplasma hier zu einem oder mehreren kleinen Kügelchen zusammenballt. Diese Kügelchen gleiten zwar auf dem Pseudopodienfaden, der sich dadurch zu verkürzen beginnt, in zentripetaler Richtung entlang, und zwar eine sehr weite Strecke, indem sie sich allmählich wieder auflösen und ihre Substanz in den zentralen Zellkörper hineinfliefsen lassen (Fig. 163), aber ihre Fortbewegung ist nicht als eine Fortleitung der Erregung anzusehen[2]), sondern lediglich der Ausdruck des Stofftransports der

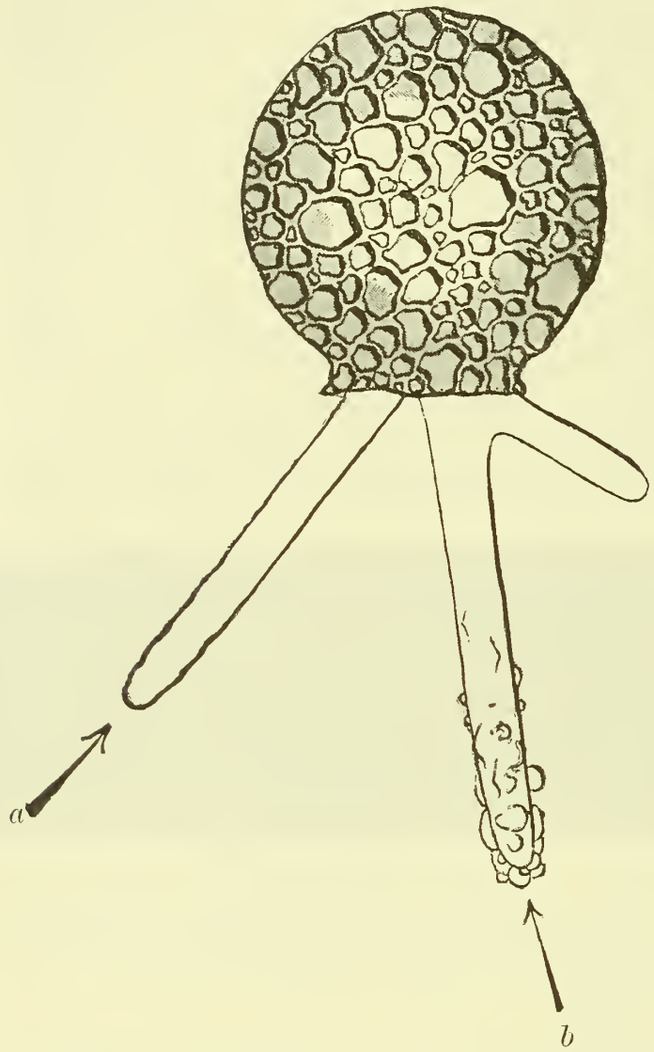


Fig. 162. Difflugia urceolata. Aus der von Sandkörnchen gebauten urnenförmigen Schale treten 3 fingerförmige, hyaline Pseudopodien heraus. Bei *a* schwach lokal gereizt, bei *b* etwas stärker lokal gereizt.

[1]) Verworn: „Psycho-physiologische Protistenstudien. Experimentelle Untersuchungen.“ Jena 1889.

[2]) Verworn: „Zellphysiologische Studien am Roten Meer.“ In Sitzungsber. der Kgl. Preufs. Akad. d. Wiss. zu Berlin 1896, XLVI.

gereizten Protoplasmamasse nach dem Zellkörper hin, denn das Protoplasma in der Umgebung der Kügelchen zeigt weiter keine Erregungserscheinungen, sondern strömt sogar ruhig in zentrifugaler Richtung weiter vor.

Aber zwischen der sehr geringen Reizleitungsfähigkeit und Reizleitungsgeschwindigkeit bei Orbitolites und der ungeheuren des Nerven finden sich bei den verschiedensten lebendigen Gebilden die mannigfaltigsten Übergänge. Die quergestreifte Muskelfaser leitet schon bedeutend langsamer als der Nerv, die glatte Muskelfaser noch viel langsamer als die quergestreifte u. s. f. So liefsen sich die lebendigen Substanzen nach dem Grade ihrer Reizleitungsgeschwindigkeit zu einer langen Reihe mit den feinsten Übergängen anordnen.

II. Die Reizerscheinungen der Zelle.

Nach dieser allgemeinen Erörterung der einzelnen Momente des Reizungsvorgangs können wir nunmehr zur Betrachtung der Reizerscheinungen selbst übergehen.

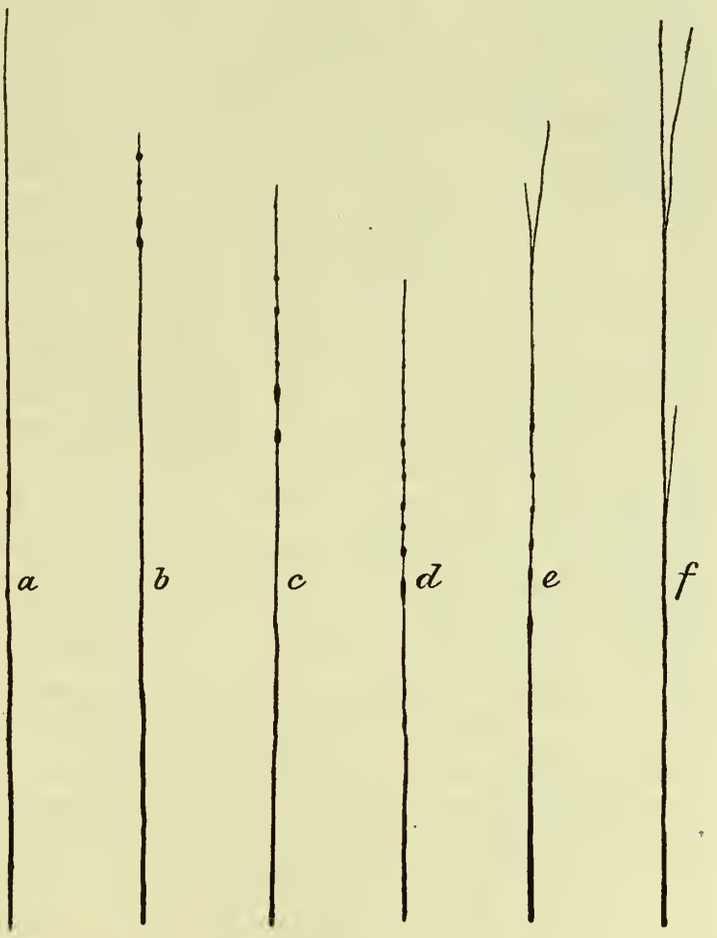


Fig. 163. Pseudopodium von Orbitolites. *a* Bei * durchschnitten. *b* Reizerfolg (Kugelbildung des Protoplasmas) nur auf die nächste Umgebung der Reizstelle beschränkt. *c*—*f* Stofftransport. Die gereizten Massen werden auf dem Pseudopodium entlang nach dem zentralen Zellkörper transportiert, ihre Substanz breitet sich allmählich wieder aus (*e*, *f*), während das ungereizte Protoplasma keine Erregungserscheinungen zeigt, sondern zentrifugal weiterfliefst, so dafs sich das Pseudopodium bald wieder verlängert (*e*, *f*).

Da die einzelne Zelle nicht alle ihre Lebenserscheinungen in gleichem Grade auffällig erkennen, sondern je nach ihrer spezifischen Leistung irgend eine Seite, sei es des Stoffwechsels, sei es des Formwechsels, sei es endlich des Energiewechsels, äufserlich mehr in den Vordergrund treten läfst, so ist es zweckmäfsig, für jede Lebenserscheinung eine andere Zellform zum Versuch auszuwählen, welche die betreffende Lebenserscheinung gerade besonders deutlich zum Ausdruck bringt. Dadurch ist wieder eine gesonderte Betrachtung

der Stoffwechsel-, Formwechsel- und Energiewechselerscheinungen an verschiedenen Objekten geboten, die uns aber nie verführen darf, diese verschiedenen Erscheinungsgruppen als etwas voneinander Unabhängiges zu betrachten. Das Bewufstsein, dafs es sich nur um die gesonderte Betrachtung der verschiedenen Seiten eines und desselben Vorgangs handelt, darf uns dabei nie verlassen.

A. Die Wirkungen der verschiedenen Reizqualitäten.

1. Die Wirkungen chemischer Reize.

Die Zahl der chemischen Körper, welche, mit der lebendigen Substanz in Berührung gebracht, überhaupt in chemische Beziehung mit ihren Bestandteilen treten, ist eine ungeheuer grofse, aber nur ein geringer Teil von ihnen ist auf seine Reizwirkungen hin bisher untersucht worden. Eine umfassende, nach systematischen Gesichtspunkten unternommene, vergleichend zellularphysiologische Untersuchung der chemischen Reize und ihrer Wirkungen würde zwar eine sehr lange Zeit erfordern, dafür aber auch sicher sehr wertvolle Resultate liefern. Es würde durch solche Untersuchungen die heutige Toxikologie und Pharmakologie, die so vielfach nur die rein äufserlichen sekundären Wirkungen der chemischen Stoffe kennt, eine wesentliche und höchst notwendige Vertiefung erfahren, denn gerade in diesen Wissenschaften ist die Verwertung allgemein physiologischer Gesetze und Erfahrungen ein sehr dringendes Bedürfnis. Vorläufig sind unsere Kenntnisse der chemischen Reize und ihrer Wirkungen aber noch so lückenhafte, dafs von einer methodischen Zusammenfassung derselben kaum die Rede sein kann. Dazu kommt noch ein anderes Moment. In sehr vielen Fällen, in denen irgend welche chemischen Stoffe auf die lebendige Substanz einwirken, ist früher eine Erfahrung kaum berücksichtigt worden, die erst durch die neuere Entwicklung der physikalischen Chemie mehr und mehr an Bedeutung gewonnen hat, das ist die Erfahrung, dafs mit der rein chemischen Wirkung unter Umständen eine osmotische Wirkung verknüpft ist. Beide Wirkungen sind bisher nur selten in genügender Weise differenziert worden, und so mufs es noch heute in sehr vielen Fällen unentschieden bleiben, ob die Wirkungen, welche ein chemischer Stoff an der lebendigen Substanz hervorbringt, allein auf Rechnung des rein chemischen Reizes, oder auf Rechnung des osmotischen Reizes, oder aber auf Rechnung beider zu setzen ist. Es wird eine der wichtigsten Aufgaben der künftigen Reizphysiologie sein, gerade die Wirkungen osmotischer Reize genauer zu erforschen, denn es kann kein Zweifel sein, dafs die rein mechanischen Wirkungen osmotischer Energie überall in der lebendigen Substanz die weiteste Verbreitung haben. Überall im Leben der Zelle spielen Konzentrationsänderungen eine Rolle, überall greifen Diffusionsvorgänge in das Lebensgetriebe ein, und es ist ohne weiteres klar, dafs damit die Gelegenheit für Reizwirkungen im weitesten Mafse gegeben sein wird. Inwieweit und in welcher Form aber die Wirkungen osmotischer Reize an der lebendigen Substanz zum Ausdruck kommen, wird erst die nächste Zukunft lehren. Hier mufs vorläufig die Frage, wieweit rein chemische, wieweit rein mechanische Wirkungen auf die lebendige Substanz in Betracht kommen, noch unberücksichtigt bleiben.

Wir müssen uns im folgenden darauf beschränken, rein äufserlich einige typische Wirkungen von chemischen Stoffen auf die lebendige Zelle zu schildern.

a. Erregungserscheinungen.

Als chemische Reize, welche auf den Stoffwechsel erregend wirken, können wir allgemein die positiven Schwankungen in der Menge der zugeführten Nahrungsstoffe auffassen. Das beste Beispiel liefern uns die Zellen der verschiedenen Gewebe des menschlichen Körpers, deren wesentlichsten Nahrungsstoff das Eiweifs bildet. Wie Voit [1]) gezeigt hat, braucht ein kräftiger Mann, wenn er stark arbeitet, 118 gr Eiweifs, um sein Stickstoffgleichgewicht zu erhalten, d. h. um die aus dem Zerfall der lebendigen Substanz seiner Zellen stammende und durch den Harn abgeführte Stickstoffmenge wieder zu ersetzen. Wird nun diese als notwendige Lebensbedingung geltende Menge von zugeführtem Eiweifs gesteigert, wie das im Durchschnitt bei den meisten in guten Verhältnissen lebenden Menschen der Fall ist, so wird die mehr zugeführte Eiweifsmenge nicht etwa zum Aufbau neuer Zellen, zur Vermehrung der lebendigen Substanz verwertet, sondern von den Zellen der Gewebe aus dem Blute aufgenommen, in lebendiges Eiweifs übergeführt und gespalten, um in den Stoffen der regressiven Eiweifsmetamorphose (Harnstoff, Harnsäure, Kreatinin etc.) fast vollständig mit dem Harn den Körper wieder zu verlassen. Die Steigerung der Eiweifszufuhr über ein bestimmtes Mafs (118 gr) hinaus bewirkt also eine entsprechende Steigerung sowohl des assimilatorischen als des dissimilatorischen Stoffwechsels der Gewebezellen.

Ein ähnliches Verhältnis haben wir im Pflanzenreiche. Die Kohlensäure der Luft dient den Pflanzen als Nahrung und wird in den Chlorophyllkörperchen der Blattzellen gespalten. Der frei werdende Kohlenstoff wird dann mit dem durch die Wurzeln aufgenommenen Wasser zusammen zur Synthese der Stärke, zur Assimilation verwendet. Wird nun der Pflanze mehr Kohlensäure zugeführt, als in der Luft enthalten ist, als ihre notwendige Lebensbedingung ist, so steigert sich bis zu einem bestimmten Grade in gleichem Mafse auch die Kohlensäurespaltung und die Stärkeassimilation. Die Steigerung der Nahrungsmenge bedingt also auch bei der Pflanze eine Steigerung des Stoffwechsels.

Allein, das ist doch nicht ganz allgemein gültig. Vom Sauerstoff wissen wir wenigstens, dafs eine Steigerung seiner Menge über das zum Leben notwendige Mafs hinaus im wesentlichen ohne Einfluſs auf den Stoffwechsel der Gewebezellen bleibt. Die Gewebezellen des menschlichen Körpers z. B. sind innerhalb weiter Grenzen vom Prozentgehalt des Sauerstoffs in der Luft unabhängig und zeigen keine Steigerung des Stoffwechsels bei Erhöhung der Sauerstoffzufuhr. Ob freilich das gleiche auch für freilebende Zellen und die Zellen niederer Tiere gilt, bedarf noch der Untersuchung.

In manchen Fällen führt die gesteigerte Nahrungszufuhr mit der Steigerung des Stoffwechsels auch eine deutlich erkennbare Steigerung des Formwechsels herbei. Während nämlich, wie wir sahen, bei den Gewebezellen des menschlichen Körpers die über das notwendige

---

[1]) C. Voit: „Physiologie des allgemeinen Stoffwechsels und der Ernährung.“ In Hermanns Handb. d. Physiol. Bd. 6, 1881.

Mafs hinaus zugeführte Nahrungsmenge unter normalen Verhältnissen bis auf einen verschwindend kleinen Bruchteil vollständig wieder zersetzt und nicht zur Vermehrung der lebendigen Substanz gebraucht wird, findet bei vielen einzelligen Organismen, besonders bei Bakterien und Infusorien, durch Steigerung der Nahrungszufuhr vorwiegend eine Steigerung der assimilatorischen Prozesse und nicht in gleichem Mafse auch der dissimilatorischen Stoffwechselprozesse statt. Die Folge davon ist eine Vermehrung der lebendigen Substanz, eine „Mästung", die sich in schnellem Wachstum und fortwährender Zellteilung äufsert. Bringen wir z. B. Fäulnisbakterien (Bacterium termo, Spirillum undula etc.) aus einer Flüssigkeit, in der sie in spärlicher Individuenzahl leben, in eine gute Nährlösung, etwa in einen Heuaufgufs, so fangen sie sofort an, sich in ganz enormer Weise zu vermehren, bis aus den wenigen Bakterien, mit denen wir die Nährlösung infizierten, eine Menge von vielen Millionen sich entwickelt hat. Setzen wir in einen solchen von Fäulnisbakterien wimmelnden Heuaufgufs ein Paramaecium, ein Wimperinfusor, das sich von Fäulnisbakterien nährt, so können wir aus diesem einen Infusor durch fortgesetzte Zellteilung in wenigen Tagen Tausende entstehen sehen, so dafs sie die Flüssigkeit milchig trüben. So enorm wird bei diesen Mikroorganismen die assimilatorische Stoffwechselphase durch den Nahrungsüberfluſs gesteigert!

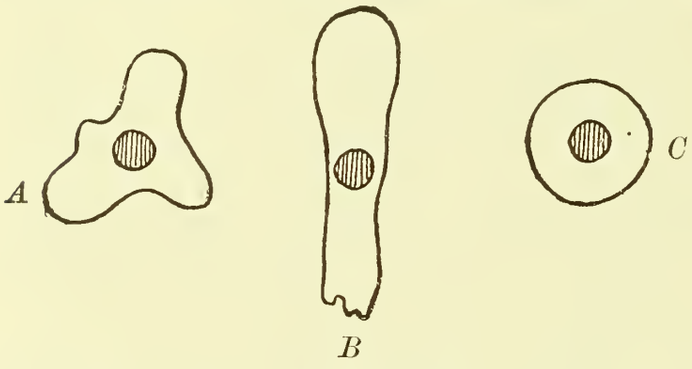
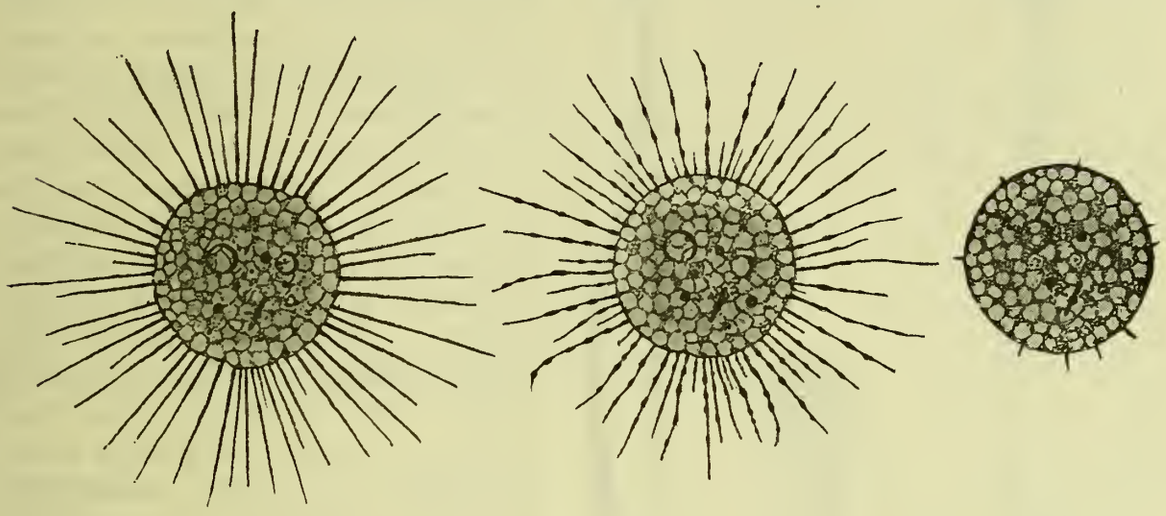


Fig. 164. Amöbe. *A* Pseudopodien nach verschiedenen Richtungen ausstreckend, *B* mit langem Pseudopodium in Einer Richtung kriechend (Amoeba limax-Form), *C* auf chemische Reizung kugelig kontrahiert.

Unter pathologischen Verhältnissen kommen auch an den Gewebezellen des menschlichen Körpers ähnliche Erscheinungen vor, und die moderne Pathologie kennt in den verschiedenen Arten von pathogenen „Neubildungen" oder Geschwülsten, zu denen auch die bösartigen Krebsgeschwülste gehören, eine ganze Reihe analoger Fälle. Diese Geschwülste (Carcinome, Sarkome, Myome, Fibrome etc.) entstehen dadurch, dafs die Zellen eines normalen Gewebes, z. B. der Oberhaut (Epidermis), plötzlich anfangen, sich rapide zu teilen. So erfolgt an der betreffenden Stelle eine enorme Zellvermehrung, eine Wucherung, die zu einer häufig überaus umfangreichen Geschwulst führt und benachbarte Gewebe, in die sie hineinwächst, vollständig erdrückt, so dafs sie lebensunfähig werden und zu Grunde gehen. Der Anlafs zu dieser rapiden Zellvermehrung liegt in vielen Fällen jedenfalls in chemischen Ursachen, welche auf die betreffenden Zellen einwirken. Wenn es auch bisher noch immer eine offene Frage ist, ob die Entstehung der Geschwülste, vor allem des Carcinoms, eine Folge von Infektion durch bestimmte Mikroorganismen ist oder nicht, so neigt doch die Mehrzahl der Pathologen zu der Ansicht, dafs sie auf eine Veränderung in der Ernährung der Zellen zurückzuführen ist.

Weit augenfälliger als die Wirkungen auf den Stoffwechsel und Formwechsel sind die Wirkungen der chemischen Reize auf den Energiewechsel, besonders auf die Bewegung. Über die

Wirkungen chemischer Reize auf die amöboïden Bewegungen der nackten Protoplasmamassen, wie sie die Rhizopoden (Amöben, Myxomyceten, Polythalamien etc.) und die Protoplasmaleiber der Pflanzenzellen vorstellen, haben uns die klassischen Untersuchungen von Max Schultze [1]) und Kühne [2]) schon vor mehr als 30 Jahren Aufschluſs gegeben. Die am weitesten verbreitete Wirkung ist hier die Auslösung einer Kontraktion, d. h. der Einziehung der Pseudopodien, nachdem häufig vorher im Beginn der Einwirkung die Protoplasmaströmung beschleunigt war. Die verschiedensten chemischen Stoffe können diese Reizwirkung erzeugen. Läſst man z. B. zu einem Tropfen Wasser, in dem sich viele Amöben befinden, eine 1—2 %ige Kochsalzlösung oder eine Lösung von 0,1 % Salzsäure oder auch von 1 % Kalihydrat oder schlieſslich auch andere Säuren, Alkalien und Salze in geringen Konzentrationen zufliefsen, so ziehen die Amöben alsbald ihre Pseudopodien ein und nehmen Kugelgestalt an. Dieselbe



A *B* *C*

Fig. 165. Actinosphaerium bei chemischer Reizung. *A* ungereizt, *B* im Beginn der Reizung, *C* nach einiger Dauer der Reizung (die Pseudopodien sind fast ganz eingezogen).

Wirkung übt die Kohlensäure aus, wenn man die Amöben in der Gaskammer [3]) einige Zeit der Wirkung dieses Gases aussetzt. Andere nackte Protoplasmamassen verhalten sich allen diesen chemischen Reizen gegenüber ebenso. So zieht das zierliche, mit seinen geraden, strahlenförmigen Pseudopodien wie eine kleine Sonnenkugel erscheinende Actinosphaerium Eichhornii, mit diesen Reizen in Berührung gebracht, ebenfalls mehr und mehr seine Pseudopodien ein, indem das Protoplasma derselben sich zu lauter kleinen Kügelchen und Spindelchen zusammenballt, die in zentripetaler Richtung langsam in den Zellkörper hineinfliefsen [4]).

Über die Wirkung chemischer Reize auf die Flimmerbewegung haben besonders Engelmann [5]) und Rossbach [6]) eingehende Unter-

---

[1]) Max Schultze: „Das Protoplasma der Rhizopoden und der Pflanzenzellen.“ Ein Beitrag zur Theorie der Zelle. Leipzig 1863.

[2]) W. Kühne: „Untersuchungen über das Protoplasma und die Kontraktilität.“ Leipzig 1864.

[3]) Vergl. pag. 302.

[4]) Verworn: „Psycho-physiologische Protistenstudien.“ Jena 1889.

[5]) Engelmann: „Physiologie der Protoplasma- und Flimmerbewegung.“ In Hermanns Handbuch der Physiologie Bd. I.

[6]) Rossbach: „Die rhythmischen Bewegungserscheinungen der einfachsten Orga-

suchungen angestellt. Auch hier haben viele ganz verschiedenartige Stoffe, wie Säuren, Alkalien und Salze, ferner manche Alkaloïde, eine übereinstimmende Wirkung auf die Wimper- und Geifselbewegung, indem sie die Geschwindigkeit des Wimperschlages bedeutend erhöhen. Die Folge davon ist eine beträchtliche Steigerung des motorischen Effekts, die man namentlich bei freilebenden Flimmerzellen, wie sie die Infusorien vorstellen, in der starken Beschleunigung ihrer Bewegung deutlich beobachten kann. Die Wimperinfusorien rasen förmlich nach Zusatz gewisser chemischer Reagentien mit dem Schlage ihrer Wimpern durch das Gesichtsfeld dahin.

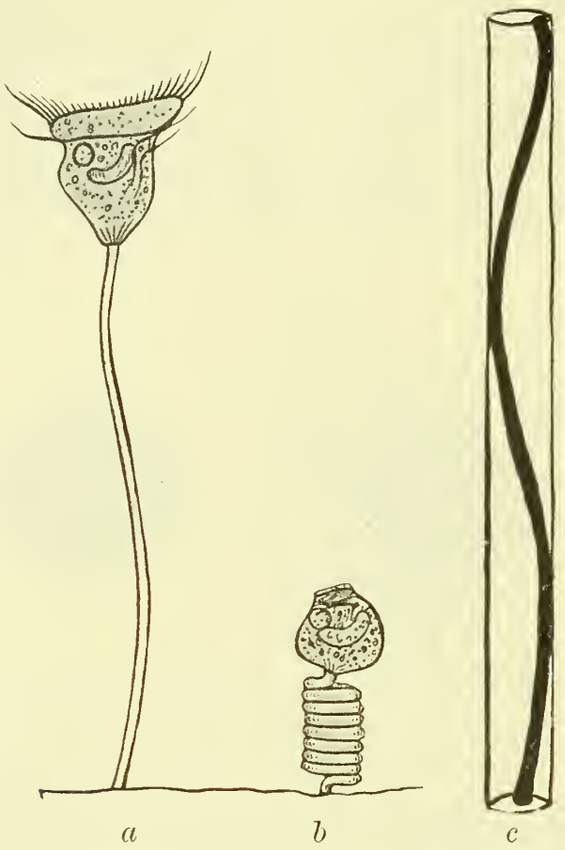


Fig. 166. Vorticella. *a* Ausgestreckt, *b* nach chemischer Reizung kontrahiert (Stielmuskel ist nicht zu sehen), *c* ein Stück der Stielscheide mit dem Muskelfaden, stark vergröfsert.

Auf die verschiedenen Formen der Muskelfasern (Myoïde, glatte Muskelfasern, quergestreifte Muskelfasern) wirken mannigfaltige chemische Reize in analoger Weise wie auf nackte Protoplasmamassen, indem sie Kontraktionen auslösen. Setzt man zu einem Tropfen Wasser, in dem sich viele Vorticellen befinden, die auf ihren ausgestreckten Stielmuskeln anmutig ihr Köpfchen wiegen, chemische Stoffe der oben genannten Art, so zucken sofort alle Vorticellen zusammen, indem sich ihre Stielmuskeln in ihrer elastischen Scheide plötzlich kontrahieren und zu zierlichen Spiralwindungen aufrollen (Fig. 166 *b*). Ebenso zucken quergestreifte Muskeln auf chemische Reizung plötzlich zusammen. Klemmt man z. B. den Schneidermuskel (Musculus sartorius) des Frosches, der ein schmales Band von nahezu parallelen, quergestreiften Muskelfasern bildet, mit dem daran befindlichen Unterschenkelknochen in einen Muskelhalter ein und zieht durch den Beckenknochen, welchen der Muskel mit dem Unterschenkel verbindet, einen Faden, der über eine Rolle geleitet ist und durch ein kleines Gewicht in Spannung gehalten wird, so kann man an einem Signalhebel, der an der Rolle befestigt ist, jede Bewegung des Muskels beobachten (Fig. 167). Bringt man nun ein Schälchen mit kohlensaurem Ammon unter den Muskel, so wird der Muskel durch die aufsteigenden Ammoniakdämpfe chemisch gereizt und führt Zuckungen aus, welche durch den Signalhebel deutlich angezeigt und auf einer berufsten Trommel verzeichnet werden können. Eine sehr merkwürdige Erscheinung beobachtete

---

nismen und ihr Verhalten gegen physikalische Agentien und Arzneimittel.“ In Arbeiten a. d. zool. u. zoot. Inst. zu Würzburg 1874.

Biedermann [1]) am Musculus sartorius, wenn er ihn bei einer Temperatur von 3—10° C. in einer Lösung von 5 g Kochsalz, 2 g alkalischem, phosphorsaurem Natron und 0,5 g kohlensaurem Natron auf 1 l Wasser hängen liefs (Fig. 168). Dann zeigte nämlich der Muskel rhythmische Zuckungen, eine Erscheinung, die sonst nie im Leben dieses Muskels beobachtet wird und lebhaft an die rhythmische Bewegung der Herzmuskelfasern erinnert. Es ist diese Erscheinung besonders deshalb interessant, weil sie an einem der einfachsten Beispiele zeigt, dafs ein kontinuierlich einwirkender Reiz zu einer rhythmischen intermittierenden Erregung der lebendigen Substanz führen kann. Für die Theorie der rhythmischen Tätigkeiten, die noch immer recht in Dunkel gehüllt ist, wird daher dieser Fall Beachtung erfordern.

Die bisher besprochenen chemischen Reizwirkungen an den kontraktilen Substanzen waren Kontraktionswirkungen. Wir kennen aber

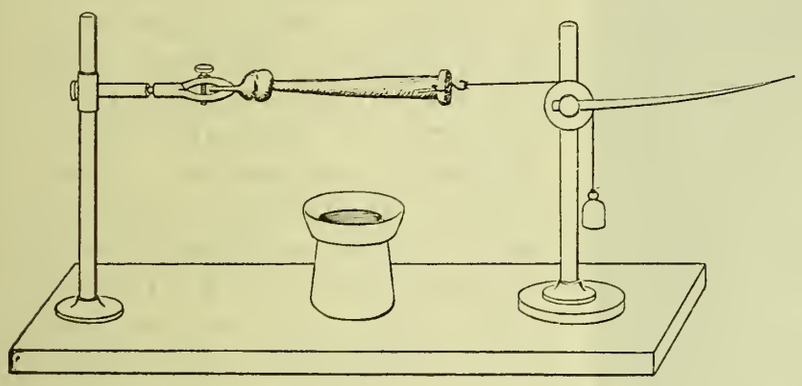


Fig. 167. Chemische Reizung des Sartorius vom Frosch.

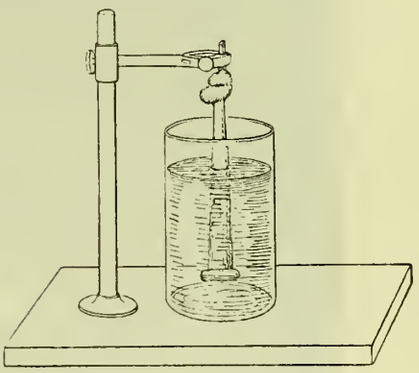


Fig. 168. Erzeugung rhythmischer Kontraktionen am Sartorius durch chemische Reizung.

auch chemische Reize, welche das Expansionsstadium erregen Das sind z. B. Nahrungsstoffe und vor allem der Sauerstoff. Wir haben die hierher gehörigen Erscheinungen schon bei anderer Gelegenheit kennen gelernt [2]). Sie bestehen hauptsächlich in der Tatsache, dafs Amöben und Meeresrhizopoden in einer sauerstofffreien Atmosphäre ihre Pseudopodienbildung einstellen und eine expansorische Lähmung erfahren, um erst wieder Expansionserscheinungen zu entwickeln, wenn ihnen neuer Sauerstoff zugeführt wird. Das gleiche hat Kühne (l. c.) an Myxomyceten, und zwar an den netzförmigen Plasmodien von Didymium, die auf faulen Blättern leben, beobachtet. Brachte er ein eingetrocknetes und daher völlig bewegungsloses Stück eines Plasmodiums in ein mit ausgekochtem, also sauerstofffreiem Wasser angefülltes Kölbchen, das durch Quecksilber von der Luft abgeschlossen wurde, so blieb es in vollkommener Ruhe verharren. Sobald er aber einige Blasen Sauerstoff zu dem Didymium treten liefs, fing dasselbe an, Pseudopodien auszustrecken und sich netzartig zu der Form eines zierlichen Bäumchens an der Innenfläche des Kölbchens auszu-

[1]) W. Biedermann: „Beiträge zur allgemeinen Nerven- und Muskelphysiologie.“ VI. Mitteilung. In Sitzungsber. d. Kaiserl. Akad. d. Wiss. in Wien. Bd. LXXXII, Abteilung III, 1880.

[2]) pag. 303.

breiten. Aus diesen Versuchen geht aufs deutlichste hervor, dafs der Sauerstoff selbst als Reiz wirkt, der die Expansionsphase der Protoplasmabewegung bedingt.

Auch die Produktion anderer Energieformen, nicht nur der Bewegung, wird durch chemische Reize erregt. Da es aber zu weit führen würde, alle Arten von Erregungswirkungen chemischer Reize zu betrachten, so wollen wir uns darauf beschränken, nur noch die Erregung der Lichtproduktion anzuführen. Für diese Untersuchung sind ebenfalls wieder die einzelligen Organismen am geeignetsten, denn bei ihnen sind alle Verhältnisse am übersichtlichsten und einfachsten. Von vielen einzelligen Organismen, Bakterien, Radiolarien etc., ist es bekannt, dafs sie auf chemische Reize ebenso wie auf verschiedene andere Reize hin Licht entwickeln. Am häufigsten und genauesten untersucht ist aber die Lichtproduktion bei den eigentümlichen Flagellaten, welche in unseren nordischen Meeren in der Regel das flächenhafte Meerleuchten erzeugen, bei den Noktiluken (Fig. 169). Zuletzt hat Massart[1]) die Wirkung chemischer Reize wieder ausführlich studiert. In ein Gefäfs mit Meerwasser, in dem sich die Noktiluken ruhig, und ohne zu leuchten, an der Oberfläche aufhielten, setzte er vorsichtig mit einer Pipette verschiedene Stoffe, wie destilliertes Wasser, eine konzentrierte Kochsalzlösung, eine Zuckerlösung etc., und liefs den Tropfen sich langsam an der Oberfläche des Meeres ausbreiten. Die Folge davon war, dafs alle Noktiluken, zu denen nach und nach die zugesetzten Flüssigkeiten hindrangen, sobald sie mit denselben in Berührung kamen, plötzlich hell aufleuchteten, so dafs der anmutige Anblick eines langsam sich erweiternden leuchtenden Kreises an der Oberfläche des Meerwassers entstand. Die gleiche Lichtentwicklung kann man auch sehr gut an Radiolarien, besonders den grofsen Thalassikollen, beobachten, die bei einer Konzentrationsänderung des Meerwassers, in dem sie sich befinden, oder bei Übertragung in Süfswasser, also offenbar bei rein osmotischer Reizung, ebenfalls lebhaft aufleuchten, und die verschiedenen Leuchtbakterien, welche z. B. das Leuchten der toten Seefische erzeugen, verhalten sich ebenso.

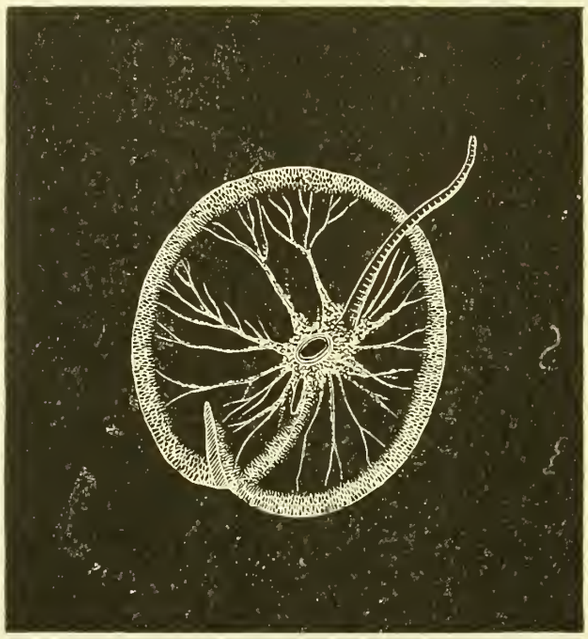


Fig. 169. Noctiluca miliaris, eine marine Geifselinfusorienzelle.

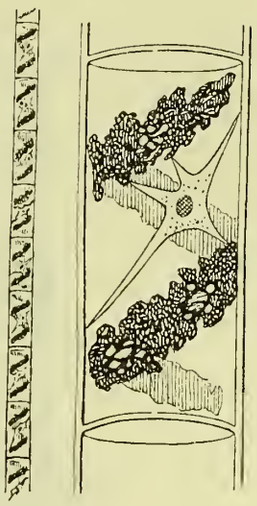
Schliefslich können wir auch die lebendige Substanz der Nerven und Ganglienzellen durch chemische Reize in Erregung versetzen. Freilich ist hier die Erregung an der Nervensubstanz selbst nicht ohne

[1]) Jean Massart: „Sur l'irritabilité des Noctiluques.“ In „Bulletin scientifique de la France et de la Belgique“ Tome 25, 1893.

besondere Methoden sichtbar; dagegen haben wir einen deutlichen Ausdruck für die Erregung bei motorischen Nerven an der Zuckung der Muskeln, welche sie versorgen. Reizt man z. B. den Nervus ischiadicus eines Frosches, indem man ihn mit seinem zentralen Ende in Glycerin oder eine konzentrierte Kochsalzlösung, in eine Mineralsäure- oder in eine Alkalilösung, in eine Metallsalz- oder Zuckerlösung hängt, so treten an den Unterschenkelmuskeln des Frosches Zuckungen auf, ein Beweis, dafs der Nerv in Erregung geraten ist. Im übrigen kann man mit dem Galvanometer oder Kappilarelektrometer auch am herausgeschnittenen Nerven die Erregung durch chemische Reize an der Elektrizitätsentwicklung bemerken, welche den vom ruhenden Nerven abgeleiteten Strom beeinflufst.

b. Lähmungserscheinungen.

Den erregenden Wirkungen der eben genannten chemischen Reize gegenüber stehen die Wirkungen bestimmter chemischer Stoffe, welche die Lebenserscheinungen herabsetzen oder ganz lähmen. Diese Stoffe werden daher als „Narkotika“ oder „Anästhetika“ bezeichnet. Zu ihnen gehören vor allem diejenigen, welche auf alle Formen der lebendigen Substanz und auf alle Lebenserscheinungen lähmend wirken: Alkohol, Äther, Chloroform und Chloralhydrat. Zu diesen gesellt sich die grofse Gruppe der Alkaloïde, deren Vertreter, wie Morphin, Chinin, Veratrin, Digitalin, Strychnin, Curare etc., zum Teil eine unter den verschiedenen Formen der lebendigen Substanz weit verbreitete, zum Teil aber auch eine nur auf ganz bestimmte Zellformen, vor allem auf die Zellen des Zentralnervensystems, beschränkte Wirkung besitzen.



A *B*

Fig. 170. Spirogyra, eine Fadenalge. *A* Stück eines Fadens aus vielen aneinandergereihten Zellen bestehend. *B* Einzelne Zelle mit dem charakteristischen, spiralförmigen Chlorophyllband und dem sternförmigen Protoplasmakörper.

Die lähmenden Wirkungen der Narkotika auf die Stoffwechselerscheinungen sind besonders von Claude Bernard[1]) studiert worden. Der bekannte Pariser Physiologe hat gezeigt, dafs der Stoffwechsel z. B. durch Chloroformnarkose in den verschiedenartigen Zellformen unterdrückt wird.

So ist z. B. an Pflanzenzellen die Lähmung des Stoffwechsels, und zwar besonders die Aufhebung der Kohlensäurespaltung im Chlorophyll, sehr leicht festzustellen. Claude Bernard benutzte dazu die im Wasser lebende Fadenalge Spirogyra, deren zylindrische Zellen der Länge nach zu feinen Fädchen aneinandergereiht sind und ein zierliches spiralig gewundenes Chlorophyllband besitzen (Fig. 170). Unter zwei Glasglocken, von denen die eine mit kohlensäurehaltigem Wasser, die andere mit ebensolchem Chloroformwasser gefüllt war, brachte er je eine Portion der Spirogyrafäden und setzte die Glocken dem Sonnenlichte aus. Nach einiger Zeit hatten die Spirogyrazellen der ersten Glocke eine beträchtliche Menge

[1]) Claude Bernard: „Leçons sur les phénomènes de la vie commune aux animaux et végétaux.“ Tome 1. Paris 1878.

Sauerstoff entwickelt, während in der zweiten, mit kohlensäurehaltigem Chloroformwasser gefüllten Glocke die Sauerstoffentwicklung, also die Kohlensäurespaltung, vollständig ausgeblieben war.

Entsprechend der Aufhebung des Stoffwechsels machen sich in der Narkose auch Lähmungen der Formwechselerscheinungen geltend. Das Wachstum und die Zellteilung hört auf. Um die Lähmung des Wachstums zu konstatieren, stellte Claude Bernard folgende Versuchsanordnung auf (Fig. 171). In zwei leere zylindrische Flaschen, welche unten einen Tubus besafsen, der ebenso wie die Flaschenhälse mit einem von Glasröhren durchbohrten Gummipfropfen verschlossen war, steckte er in halber Höhe einen feuchten Schwamm, auf dem sich keimende Pflanzensamen befanden. Der Tubus der einen Flasche kommunizierte durch einen Gummischlauch mit einem Glas-

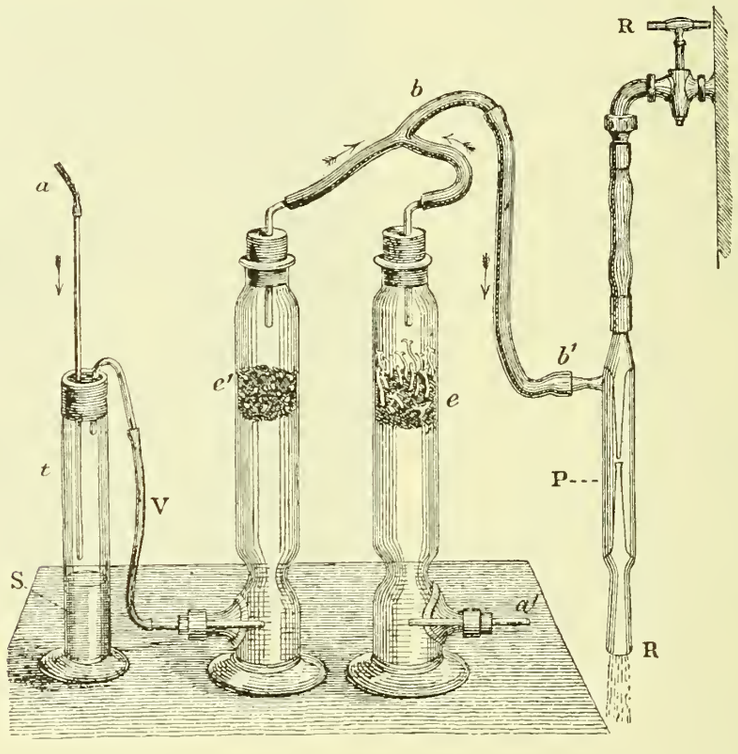


Fig. 171. Apparat zur Vergleichung keimender Pflanzensamen in normalem Zustande und in der Narkose. Nach Claude Bernard.

zylinder (t), welcher an seinem Boden eine Ätherschicht (S) enthielt und oben ebenfalls einen Pfropfen trug, durch den aufser dem Gummischlauch (V) noch ein offenes Glasrohr (a) von aufsen bis zu halber Höhe hineinragte. Der Tubus der anderen Flasche kommunizierte durch ein Glasrohr (a^1) direkt mit der äufseren Luft. An den Glasröhren, welche aus den Propfen der Flaschenhälse nach aufsen führten, war ein gabelig geteilter Gummischlauch befestigt (b), der mit einer Aspirationsvorrichtung (P) in Verbindung stand. Wurde das Wasser der Wasserleitung (R) durch den Aspirator gelassen, so saugte dieser die Luft durch die beiden Glasflaschen, von denen nun die eine direkt die reine Luft von aufsen durch den Tubus a^1 wieder ergänzte, während die andere nur mit Ätherdämpfen beladene Luft durch den Glaszylinder t in sich aufnehmen konnte. Auf diese Weise ging ein kontinuierlicher Strom von reiner Luft durch die keimenden Samen

des einen und ein Strom von Ätherdampf durch die Samen des anderen Zylinders. Nach einigen Tagen waren bei dieser Anordnung die Samen, welche in reiner Luft keimten, zu langen Keimlingen ausgewachsen (*e*), während die vom Ätherdampf umspülten Samen überhaupt kein Wachstum zeigten (e^1), ohne jedoch die Fähigkeit, in reiner Luft zu keimen, eingebüfst zu haben.

Die lähmende Wirkung von Chloralhydratlösungen auf die Zellteilung haben die Brüder Hertwig[1]) an Seeigeleiern untersucht. Liefsen sie eine 0,2—0,5 %ige Lösung von Chloral auf die sich zur Entwicklung anschickenden Eier einige Zeit (5 Minuten bis 3 Stunden) einwirken, so ging die Zellteilung nicht weiter. Sowohl der Zellkern verharrte dabei in dem Stadium der Teilung, in dem er sich gerade befand, als auch das Protoplasma, in dem die Strahlenbildungen um

Fig. 172. Mimosa pudica in Äthernarkose. Nach Claude Bernard.

die Zentrosomen vollständig ausblieben. Erst nachdem das Chloral längere Zeit mit reinem Meerwasser aus den Eiern ausgewaschen war, ging die Entwicklung und Zellteilung wieder weiter.

Schliefslich werden auch die Energiewechselerscheinungen durch die Narkotika gelähmt. Sowohl die spontane Energieproduktion als die Fähigkeit, auf Reize zu reagieren, wird herabgesetzt und hört schliefslich ganz auf. Unter den Bewegungserscheinungen hat das für die Turgeszenzbewegungen[2]) des Mimosa pudica ebenfalls Claude Bernard gezeigt. Setzt man einen Blumentopf mit einer Mimose

[1]) O. u. R. Hertwig: „Über den Befruchtungs- und Teilungsvorgang des tierischen Eies unter dem Einflufs äufserer Agentien.“ In „Jenaische Zeitschr. f. Naturwissenschaft“ 1887.

[2]) Vergl. pag. 241.

unter eine Glasglocke, unter der sich ein mit Äther getränkter Schwamm befindet (Fig. 172), so hören die spontanen Bewegungen auf, und ebenso gelingt es nach einiger Zeit nicht mehr, durch Reize die bekannten Bewegungen, die in dem Senken der Zweige und Zusammenklappen der Blätter bestehen, an der Pflanze hervorzurufen. Die Reizbarkeit ist erloschen, die Pflanze ist in Narkose. „Eh bien!“ — sagt Claude Bernard — „chose singulière, les plantes commes les animaux peuvent être anesthésiées, et tous les phénomènes s'observent absolument de la même manière!“

Ebenso wie die Turgeszenzbewegungen hören auch die Wachstumsbewegungen der Pflanzen in der Narkose auf, und die sekretorischen Bewegungen der Diatomeen, Oscillarien, Desmidiaceen[1]) bleiben aus.

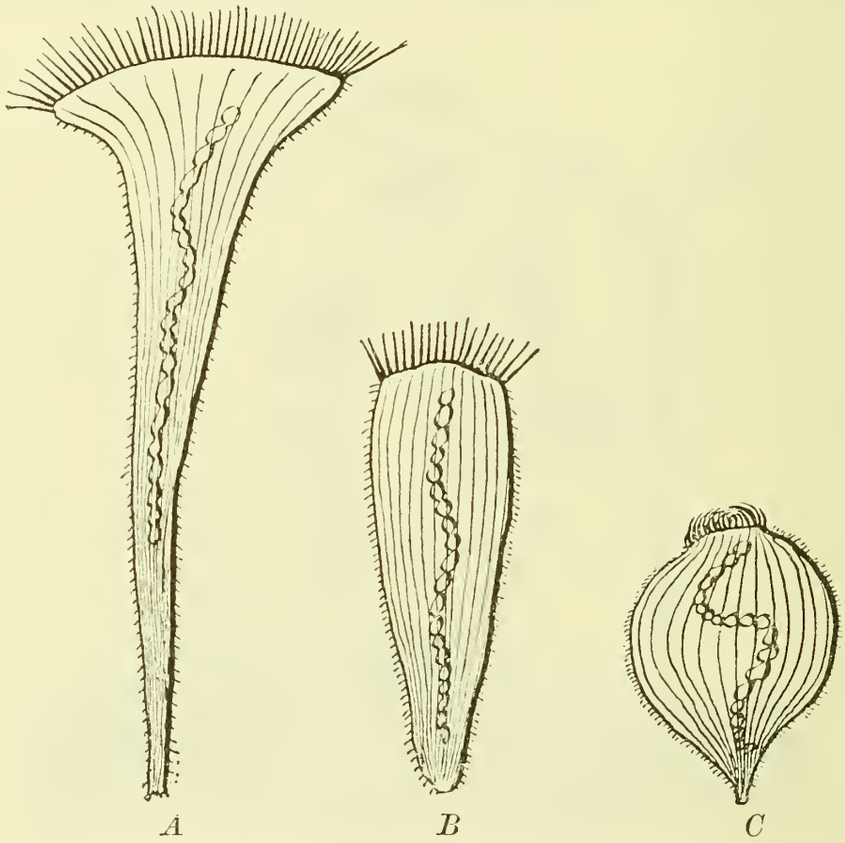


Fig. 173. Stentor coeruleus *A* in der Ruhe ganz ausgestreckt, *B* im Zustande mittlerer Kontraktion wie beim freien Schwimmen, *C* vollständig kontrahiert.

Auch die Kontraktionsbewegungen werden durch die Narkotika gelähmt. Die Protoplasmabewegung der Amöben wird sistiert, nachdem die Amöben sich zur Kugel kontrahiert haben. Wie Binz[2]) fand, besitzt auf die amöboïden Bewegungen der Leukocyten besonders das Chinin eine stark lähmende Wirkung. Über die lähmende Wirkung der Narkotika auf die Flimmerbewegung hat Engelmann[3]) ausgedehnte Untersuchungen angestellt. Liefs er in einer Gaskammer auf die Flimmerzellen von der Rachenschleimhaut eines Frosches Äther- oder Chloroformdämpfe einwirken, so trat nach einem schnell vorüber-

[1]) Vergl. pag. 247.

[2]) C. Binz: „Über die Einwirkung des Chinins auf die Protoplasmabewegung.“ In Arch. f. mikr. Anat. Bd. III, 1867.

[3]) Engelmann: „Über die Flimmerbewegung.“ In „Jenaische Zeitschr. f. Naturwissenschaft“ Bd. 4, 1868.

gehenden Erregungsstadium, in dem die Bewegung beschleunigt war, ein Stillstand der Wimpern ein. War die Dauer der Einwirkung nicht zu lang gewesen, so trat die Bewegung nach Zufuhr von frischer Luft von neuem wieder auf. Ebenso verhält sich die Geifselbewegung der Spermtozoën, die durch Äther- und Chloroformdämpfe, sowie nach den Beobachtungen Hertwigs [1]) durch geringe Dosen von Chinin und Chloralhydrat vollständig zum Stillstand gebracht werden, so dafs die Befruchtung des Eies durch ihre Bewegungslosigkeit verhindert wird. Auch bei Infusorien wird durch Zufuhr von Chloroformwasser nach kurzem Exzitationsstadium, in dem sie wie rasend durch das Wasser wirbeln, die Wimperbewegung sistiert. An einem Stentor können wir neben dieser Tatsache auch gleich die Lähmung der Myoïde durch das Chloroformwasser beobachten. Während die Stentoren in ihrem ungestörten Zustande, mit ihrem Afterpol am Boden angeheftet, zu zierlicher Trompetenform ausgestreckt sind (Fig. 173 *A*) und nur von Zeit zu Zeit, teils spontan, teils infolge von Reizung, sich durch die Kontraktion ihrer feinen, im Exoplasma des Zellkörpers von oben bis unten verlaufenden Myoïdfäden zu einer gestielten Kugel (Fig. 173 *C*) zusammenschnellen, nehmen sie in der Narkose nach plötzlichem Zusammenzucken im Beginn der Einwirkung ein Stadium mittlerer Kontraktion (Fig. 173 *B*) an, hören mit den Wimpern auf zu schlagen und zucken weder spontan noch auf Reizung mehr zu einer Kugel zusammen, bis durch Übertragung in frisches Wasser die Narkose wieder gehoben wird. Wie die Erregbarkeit der glatten Myoïdfäden wird auch die Erregbarkeit der quergestreiften Skelettmuskeln vollständig durch die Narkose aufgehoben. Ein Muskel vom Frosch, welcher vorsichtig und langsam von ätherdampfhaltiger Luft umspült wird, ist durch keinerlei Reize mehr zum Zucken zu bringen. Dennoch stehen anscheinend die Lebensprozesse im Muskel nicht vollständig still, wie man aus der von Biedermann [2]) festgestellten Tatsache entnehmen mufs, dafs die Elektrizitätsproduktion bei der Reizung des Muskels in der Narkose noch ebenso erfolgt, als wenn der Muskel sich im normalen Zustande befände und sich noch kontrahieren könnte. Die gereizte Stelle, sowie der künstliche Querschnitt zeigt sich bei galvanometrischer Untersuchung ebenso wie unter normalen Verhältnissen elektrisch negativ gegenüber der ruhenden Partie. Es scheinen also auch in der Narkose noch gewisse Stoffwechselvorgänge unberührt bestehen zu bleiben, und vielleicht gilt das nicht blofs vom Muskel, sondern von den Narkosezuständen aller lebendigen Substanz.

Neuerdings hat Massart auch [3]) die Lichtentwicklung der Noktiluken durch Alkohol vollständig aufheben können, indem er über das Gefäfs mit Meerwasser, in welchem sich die Noktiluken ruhig an der Oberfläche schwimmend befanden, einige Lagen mit Alkohol getränkten Fliefspapiers legte, so dafs die Alkoholdämpfe auf die Noktiluken treffen mufsten. Die Protisten waren dann nach kurzer Zeit durch keinen Reiz mehr zum Leuchten zu bringen.

Am bekanntesten schliefslich sind die lähmenden Wirkungen der

---

[1]) O. u. R. Hertwig: l. c.

[2]) W. Biedermann: „Beiträge zur allgemeinen Nerven- und Muskelphysiologie.“ XXII. Mitteilung. In Sitzungsber. d. K. Akad. d. Wiss. in Wien Bd. 98, 1888.

[3]) Jean Massart: „Sur l'irritabilité des Noctiluques.“ In „Bulletin scientifique de la France et de la Belgique“ Tome 25, 1893.

Narkotika auf die Tätigkeit der Ganglienzellen des Zentralnervensystems, sowohl auf die, welche motorische Impulse produzieren, um dadurch die Muskeln zur Bewegung zu veranlassen, als auch auf die, welche zusammen Sitz der Sinnesempfindungen, des Bewufstseins sind. In der anästhesierenden Wirkung auf die Zellen des Zentralnervensystems liegt die aufserordentliche praktische Bedeutung der Narkotika. Sie sind besonders durch die Aufhebung der Funktionen des Grofshirns zu einer der gröfsten Wohltaten der Menschheit geworden. Freilich zu einer gefährlichen Wohltat, denn der Mifsbrauch der Narkotika, des Alkohols, des Morphiums zeitigt die verheerendsten Wirkungen und verwandelt die Wohltat in eines der gröfsten Übel,

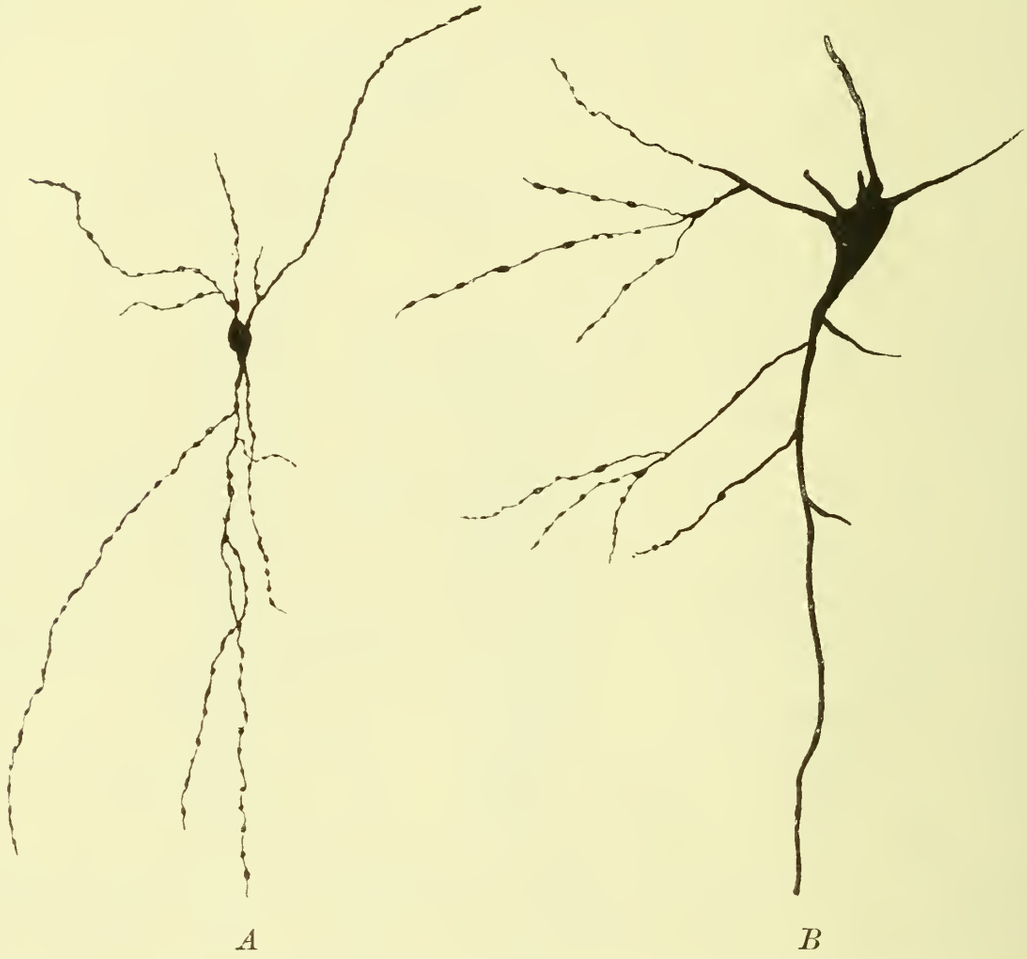


Fig. 174. Ganglienzellen von einem morphinisierten Hunde, nach der Methode von Golgi behandelt. Bei *A* haben alle, bei *B* die meisten Protoplasmafortsätze rosenkranzförmiges Aussehen angenommen. Nach Demoor.

weil der Stoffwechsel der betroffenen Zellen dabei irreparable Schädigungen erfährt.

In neuerer Zeit haben eine Reihe von Forschern, wie Lépine, Duval, Solvay, Demoor, Querton und andere die Ansicht aufgestellt, dafs die Ganglienzellen eine gewisse amöboïde Bewegungsfähigkeit besitzen, indem sie ihre Protoplasmafortsätze oder Dendriten innerhalb bestimmter Grenzen verkürzen und verlängern können. So glaubt sich z. B. Demoor [1]), der diese Beweglichkeit als „Plastizität“ der

[1]) Demoor: „La plasticité morphologique des neurones cérébraux.“ In Arch. de Biologie Tome 14, 1896.

Neurone bezeichnet hat, überzeugt zu haben, dafs unter dem Einfluſs des Morphiums in der Narkose, aber auch unter der Einwirkung anderer Reize sich deutliche Kontraktionserscheinungen an den Dendriten der Ganglienzellen bemerken lassen, die genau den Kontraktionserscheinungen entsprechen, welche starke Reize auf den verzweigten Pseudopodienfäden der Rhizopoden erzeugen. Beide Bilder sind in der Tat vollkommen übereinstimmend (vergl. Fig. 174 u. 175). Die Dendriten der Neurone, etwa im Gehirn eines Hundes, zeigen am fixierten und mit der Golgischen Methode imprägnierten Präparat ein sehr charakteristisches perlschnurartiges Aussehen, indem sie ihr Protoplasma zu lauter kleinen Kügelchen und Spindelchen zusammengeballt haben (Fig. 174), wie das auch bei Rhizopoden (Fig. 175), z. B. Amphistegina, Orbitolites, Rhizoplasma etc., in der Narkose

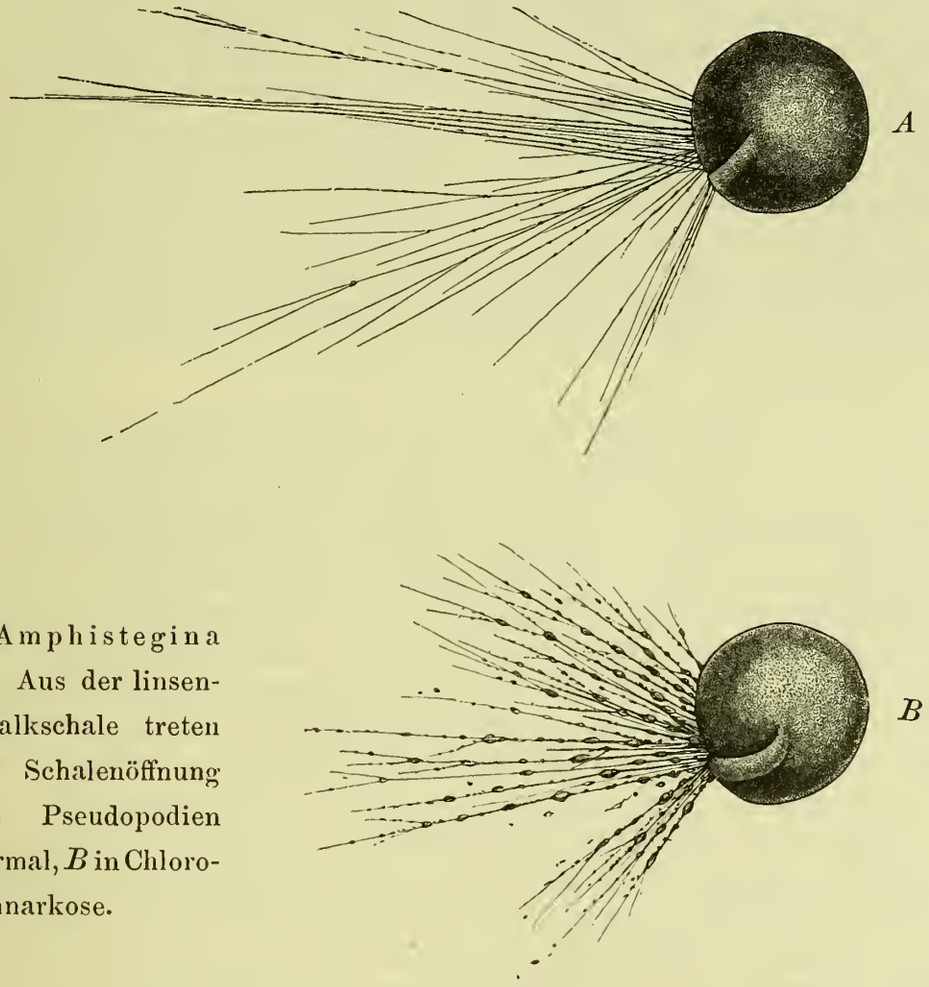


Fig. 175. Amphistegina Lessonii. Aus der linsenförmigen Kalkschale treten durch die Schalenöffnung fadenförmige Pseudopodien hervor. *A* normal, *B* in Chloroformnarkose.

leicht zu beobachten ist[1]). Allein, es ist in neuerer Zeit, besonders durch die umfassenden Untersuchungen von Weil und Frank[2]), immer klarer geworden, dafs diese rosenkranzähnlichen oder „moniliformen“ Zustände der Dendriten lediglich Kunstprodukte sind, die durch die Fixierungs- und Imprägnationsmethoden erzeugt werden, und dafs demnach jedenfalls kein einziger Beweisgrund für eine „Plastizität“ der Dendriten am lebendigen Neuron besteht. Damit ist

[1]) Verworn: „Zellphysiologische Studien am Roten Meer.“ In Sitzungsber. d. Kgl. Preufs. Akad. d. Wiss. zu Berlin 1896.

[2]) R. Weil u. R. Frank: „On the evidence of the Golgi methods for the theory of Neuron contraction.“ In Archives of Neurology and Psycho-Pathology, Tom. 2, 1899.

aber auch den weitgehenden und zum Teil naiven Theorien der Narkose, des Schlafs, der Hemmungsvorgänge, der psychophysischen Prozesse etc., die man in reicher Fülle und mit grofser Begeisterung auf die Lehre von der „Plastizität“ der Dendriten aufgebaut hat, der Boden entzogen[1]).

Viel resistenter als die Ganglienzellen sind die Nervenfasern der Neurone gegenüber den Narkoticis. Wenn bei Äther- oder Chloroformnarkose die Ganglienzellen der Centra schon längst gelähmt sind, erweisen sich die Nervenstämme noch immer erregbar. Dennoch kann auch der Nerv durch Äther und Chloroform vollständig gelähmt werden, wenn man ihn in einen mit Ätherdämpfen gefüllten Raum bringt. Dabei verliert der Nerv nicht blofs seine Erregbarkeit, sondern auch seine Leitfähigkeit. Narkotisiert man z. B. einen intakten Muskelnerven im Körper des lebendigen Tieres lokal, indem man ihn an einer Stelle seines Verlaufs freilegt und mit einer kleinen von Atherdampf erfüllten Kammer umschliefst, so werden keine Impulse mehr vom Zentralnervensystem auf den dazugehörigen Muskel übertragen, weil der Nerv an der narkotisierten Stelle unwegsam geworden ist für den Leitungsvorgang. In diesem Zustande kann man den Nerven lange Zeit erhalten. Hebt man die Narkose wieder auf, so gewinnt er in wenigen Minuten seine Erregbarkeit und Leitfähigkeit wieder. Man hat diese Tatsache in der Physiologie vielfach methodisch benutzt, wenn es bei Experimenten darauf ankam, die Impulse des Zentralnervensystems auf die peripheren Organe, wie Muskeln, Drüsen etc., auszuschalten[2]).

Über die Art und Weise, wie die Narkotika ihre lähmende Wirkung in der lebendigen Substanz entfalten, sind wir leider noch immer vollständig im Dunkeln. Indessen haben wenigstens die Untersuchungen der letzten Jahre gewisse Bedingungen kennen gelehrt, die erfüllt sein müssen, damit ein Stoff narkotisierend wirken könne. Bei der Erforschung des Mechanismus der Narkose entsteht zunächst die Frage, worin eigentlich das Gemeinschaftliche der verschiedenartigen Stoffe liegt, die alle übereinstimmend eine lähmende Wirkung auf die Vorgänge in der lebendigen Substanz ausüben. Man hat daher die verschiedenen Narkotika, wie Alkohol, Äther, Chloroform, Chloralhydrat, Kohlensäure, Stickoxydul etc. miteinander verglichen, ohne dafs es indessen gelungen wäre, in so verschiedenartigen chemischen Stoffen Atome oder Atomkomplexe zu finden, die in chemischer Beziehung irgend etwas Gemeinsames hätten. Erst in neuester Zeit ist Hans Meyer[3]), ausgehend von der Alkoholnarkose der Nervenzellen, und unabhängig von ihm E. Overton[4]) auf die Tatsache aufmerksam geworden, dafs die Löslichkeit der Narkotika in Fetten und Ölen eine grofse Rolle spielt bei ihrer narkotisierenden Wirkung, dafs nämlich im wesentlichen solche Stoffe nar-

---

[1]) Vergl. Verworn: „Das Neuron in Anatomie und Physiologie.“ Jena 1900.

[2]) Verworn: „Zur Kenntnis der physiologischen Wirkungen des Strychnins.“ In Arch. f. Anatomie u. Physiologie, physiologische Abt., 1900.

[3]) Hans Meyer: „Zur Theorie der Alkoholnarkose.“ I. Mitt.: „Welche Eigenschaft der Anästhetika bedingt ihre narkotische Wirkung?“ II. Mitt. von Baum: „Ein physikalisch-chemischer Beitrag zur Alkoholnarkose.“ In Arch. f. exp. Pathol. und Pharmak. Bd. 42, 1899.

[4]) E. Overton: Noch unveröffentlichte Versuche sind kurz mitgeteilt von E. Rost: „Zur Theorie der Alkoholnarkose.“ In Naturwiss. Rundschau, 14. Jahrg., 1899 S. 454. Ferner Overton: „Studien über die Narkose.“ Jena 1901.

kotisierend wirken, die leichter in fettähnlichen Stoffen als im Wasser löslich sind. Dabei ist im allgemeinen ihre narkotisierende Wirkung um so gröfser, je mehr der Teilungskoëffizient, der ihre Verteilung in einem Gemisch von Wasser und fettähnlichen Substanzen bestimmt, zu Gunsten der letzteren ausfällt. Es ist nach diesem Gesichtspunkt eine Anzahl von narkotisierend wirkenden Stoffen geprüft und, was noch wichtiger ist, es ist auf Grund dieser Erfahrung die relative Stärke der narkotisierenden Wirkung von manchen bisher noch nicht als Narkotika verwendeten Stoffen vorausgesagt worden, so dafs es zweifellos erscheint, dafs die Fettlöslichkeit der Stoffe in Hinsicht auf ihre narkotisierende Wirkung eine wichtige Rolle spielt. Indessen bleibt es zunächst noch fraglich, wie weit die Gültigkeit dieses Momentes reicht. Ferner ist selbstverständlich damit noch keine „Theorie der Narkose" gegeben, die uns den Mechanismus der Narkose verständlich machte. Aber es ist wenigstens der Anfang gemacht in der Erkenntnis ihrer Bedingungen. Schliefslich verdient noch die Ansicht Beachtung, die sich auf die Untersuchungen von Meyer und Overton stützt, dafs es das unzersetzte Molekül des Narkotikums ist, welches die Wirkung hervorruft, nicht seine Zersetzungsprodukte. Das schliefst z. B. Overton daraus, dafs die Ester der Fettsäuren nur so lange narkotisierend wirken, als sie unverseift sind, dafs sie dagegen mit ihrer Spaltung in den betreffenden Alkohol und die Fettsäure die Wirkung verlieren. Es scheint sich demnach bei der Narkose lediglich um eine chemische Kontaktwirkung zu handeln.

2. Die Wirkung mechanischer Reizung.

Als mechanische Reize können wir alle Veränderungen in den molekularen Druckverhältnissen bezeichnen, unter denen die lebendige Substanz in ihrer Umgebung steht. Davon sind die Wirkungen der Verminderung des Druckes bisher noch nicht genauer untersucht worden. Es kommen also für unsere Betrachtung ausschliefslich die Wirkungen der Erhöhung des Druckes in Frage.

Die Erhöhung des Druckes kann in überaus mannigfaltigen Formen auftreten, von der leisen Berührung bis zum kräftigen Quetschen oder bis zum völligen Zerdrücken der lebendigen Substanz, vom kurzen Stofs bis zum kontinuierlichen und andauernden Druck, von der unregelmäfsigen Erschütterung bis zu den rhythmisch-intermittierenden Stöfsen, wie sie die Stimmgabel erzeugt. Als mechanische Reize im weiteren Sinne würden schliefslich auch die Veränderungen des osmotischen Druckes zu betrachten sein, über die oben beim Kapitel über die chemischen Reize bereits gesprochen wurde.

a. Erregungserscheinungen.

Unter den erregenden Wirkungen der mechanischen Reize auf die Stoffwechselerscheinungen können wir am deutlichsten die Erregung der Stoffproduktion, der Sekretion der einzelligen Organismen beobachten. Ein Actinosphaerium z. B., das in völliger Ruhe im Wasser schwebt, hat viele gerade, nach allen Richtungen hin ausgestreckte Pseudopodien, die von Sekret vollkommen frei sind. Letzteres geht daraus hervor, dafs Wimperinfusorien aus der Gruppe der Hypotrichen, die nur an ihrer Bauchseite Wimpern tragen, mit denen sie wie Asseln auf Gegenständen im Wasser umherlaufen, nicht

selten ungestört auf den gerade ausgestreckten Pseudopodien entlang promenieren, ohne auf ihnen festzukleben. Prallt dagegen ein solches Infusor einmal in heftiger Schwimmbewegung gerade an ein Pseudopodium an, so genügt dieser mechanische Reiz, um an der Berührungsstelle die Sekretion eines klebrigen Stoffes hervorzurufen, der das Infusor als Beute festhält[1]). Ebenso ruft ein einzelner starker Erschütterungsstofs die Schleimsekretion auf den Pseudopodien hervor, so dafs kleine, im Wasser suspendierte Partikel daran kleben bleiben. Diese Schleimsekretion als Wirkung mechanischer Reizung ist bei den nackten Protoplasmakörpern der Rhizopoden weit verbreitet.

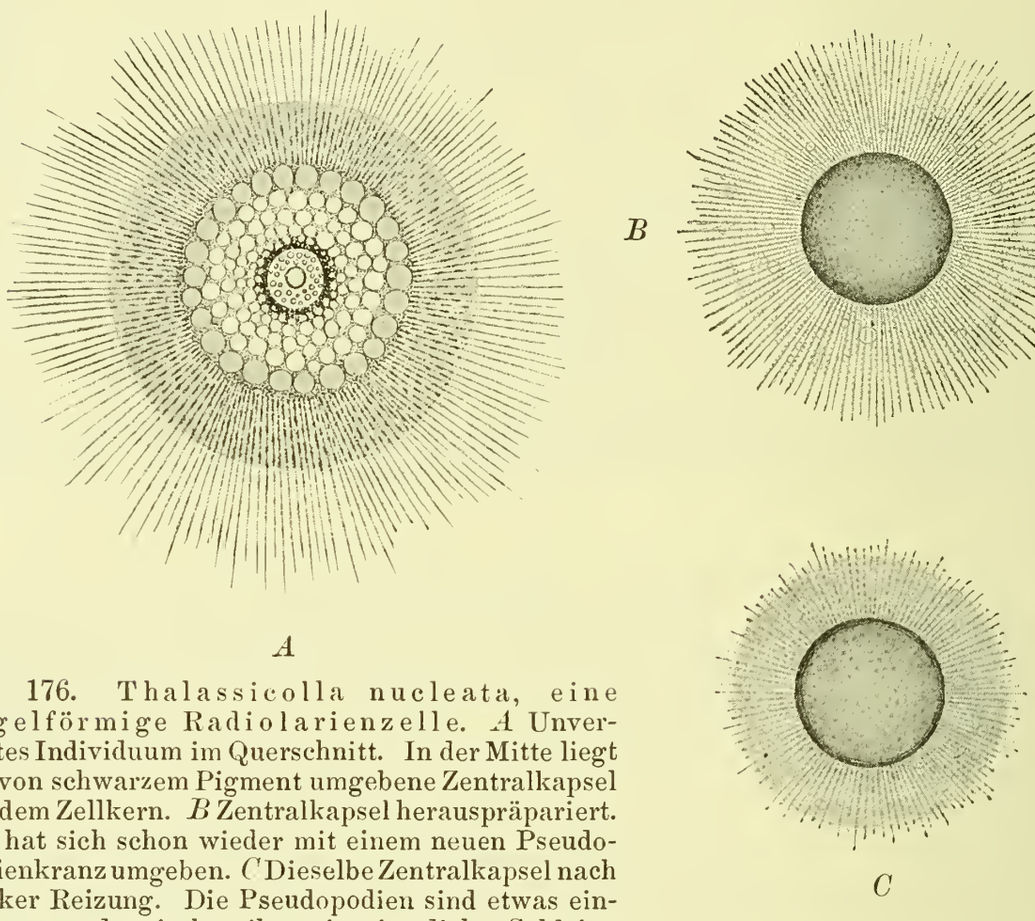


Fig. 176. Thalassicolla nucleata, eine kugelförmige Radiolarienzelle. *A* Unverletztes Individuum im Querschnitt. In der Mitte liegt die von schwarzem Pigment umgebene Zentralkapsel mit dem Zellkern. *B* Zentralkapsel herauspräpariert. Sie hat sich schon wieder mit einem neuen Pseudopodienkranz umgeben. *C* Dieselbe Zentralkapsel nach starker Reizung. Die Pseudopodien sind etwas eingezogen und zwischen ihnen ist eine dichte Schleimmasse sezerniert worden. *B* und *C* stärker vergrösert.

Direkt sichtbar wird der Schleim z. B. bei dem grofsen, im Meere lebenden Radiolar Thalassicolla. Wenn man aus dem runden, erbsengrofsen Körper der Thalassicolla die von äufserst feinen Poren durchbohrte Zentralkapsel mit ihrem Inhalt von Protoplasma und Zellkern ohne Verletzung exstirpiert hat, was mit geringer Mühe gelingt, dann fängt nach kurzer Zeit diese Zentralkapsel an, sich zu einem vollständigen Radiolar zu regenerieren, d. h. Pseudopodien, Gallert- und Vakuolenschicht neu zu bilden (vergl. Fig. 176). Nachdem die Pseudopodien wie ein Kranz von Sonnenstrahlen aus dem gelben Kugelkörper herausgetreten sind, bemerkt man zwischen ihnen einen äufserst feinen, noch überaus dünnflüssigen Schleim, der von den Pseudopodien ausgeschieden wird und die Anlage der neuen

[1]) Verworn: „Psycho-physiologische Protistenstudien. Experimentelle Untersuchungen.“ Jena 1889.

Gallertschicht repräsentiert. Erschüttert man in diesem Stadium das Radiolar durch einen starken Stofs, so sieht man, wie sich die dünne Schleimmasse vermehrt und zugleich fester und derber wird, was noch deutlicher zum Ausdruck kommt, wenn die Erschütterung wiederholt wird[1]). Die mechanische Reizung befördert also die Schleimsekretion in sichtbarer Weise.

Erregende Wirkungen mechanischer Reize auf die Formwechselerscheinungen des Wachstums und der Teilung der Zellen sind bisher nicht bekannt geworden.

Dagegen sind die erregenden Wirkungen auf die Energiewechselerscheinungen sehr ausführlich untersucht worden, und es liegt ein grofses, hier und dort zerstreutes Beobachtungsmaterial darüber vor, aus dem wir hier die typischen Erscheinungen herausgreifen können.

Fig. 177. Mimosa pudica. *A* Ein Zweig in ungereiztem Zustande ausgestreckt. *B* Ein Zweig in gereiztem Zustande gesenkt mit zusammengefalteten Blättern. Nach Detmer.

Den Mittelpunkt des Interesses bilden auch hier wieder die Bewegungserscheinungen, welche durch die mechanischen Reize ausgelöst werden. Allgemein bekannt ist die Auslösung der Turgeszenzbewegungen an den sogenannten sensitiven Pflanzen, wie etwa an der zierlichen Mimosa pudica. Die einem kleinen Akazienbäumchen ähnliche Mimose hält am Tage und in ungestörtem Zustande ihre Blattstiele erster Ordnung, welche vom Stamme entspringen, schräg nach oben gerichtet. Die Blattstiele zweiter Ordnung, welche die Blätterreihen tragen, sind weit auseinandergespreizt, und die Blättchen selbst stehen horizontal weit ausgebreitet (Fig. 177 *A*). Sobald aber der Topf, in dem das Bäumchen wächst, einen Erschütterungsstofs erfährt, ändert sich das Bild fast momentan. Die Blattstiele erster Ordnung sinken infolge der Abnahme des Turgors ihrer Basaltpolsterzellen schlaff nach unten, die Blattstiele zweiter Ordnung wenden sich näher aneinander, und die Blättchen selbst erheben sich und

[1]) Verworn: „Die physiologische Bedeutung des Zellkerns.“ In Pflügers Arch. Bd. 51, 1891.

legen sich mit ihren oberen Flächen zusammen (Fig. 177 *B*). In dieser Stellung verharrt die Pflanze, wenn sie ferner in Ruhe gelassen wird, einige Zeit und kehrt dann ganz allmählich, indem der Zellturgor an den betreffenden Stellen der Gelenkpolster wieder steigt, in ihre ursprüngliche Stellung zurück. Auch an einem einzigen Blättchen kann man durch ganz sanfte lokale Berührung die Reizstellung auslösen. Berührt man zu stark, so sieht man die folgenden Blätter nacheinander wie eine Reihe Zinnsoldaten umklappen und hat daran einen überaus augenfälligen Ausdruck für die Fortpflanzung des Reizes in der Sinnpflanze.

Unter den Kontraktionsbewegungen kennen wir als Wirkung mechanischer Reize mit Sicherheit bisher nur die Auslösung des Kontraktionsstadiums, obwohl es nicht unwahrscheinlich ist, dafs sehr feine Berührungsreize, wie z. B. der Kontakt einer amöboïden Proto-

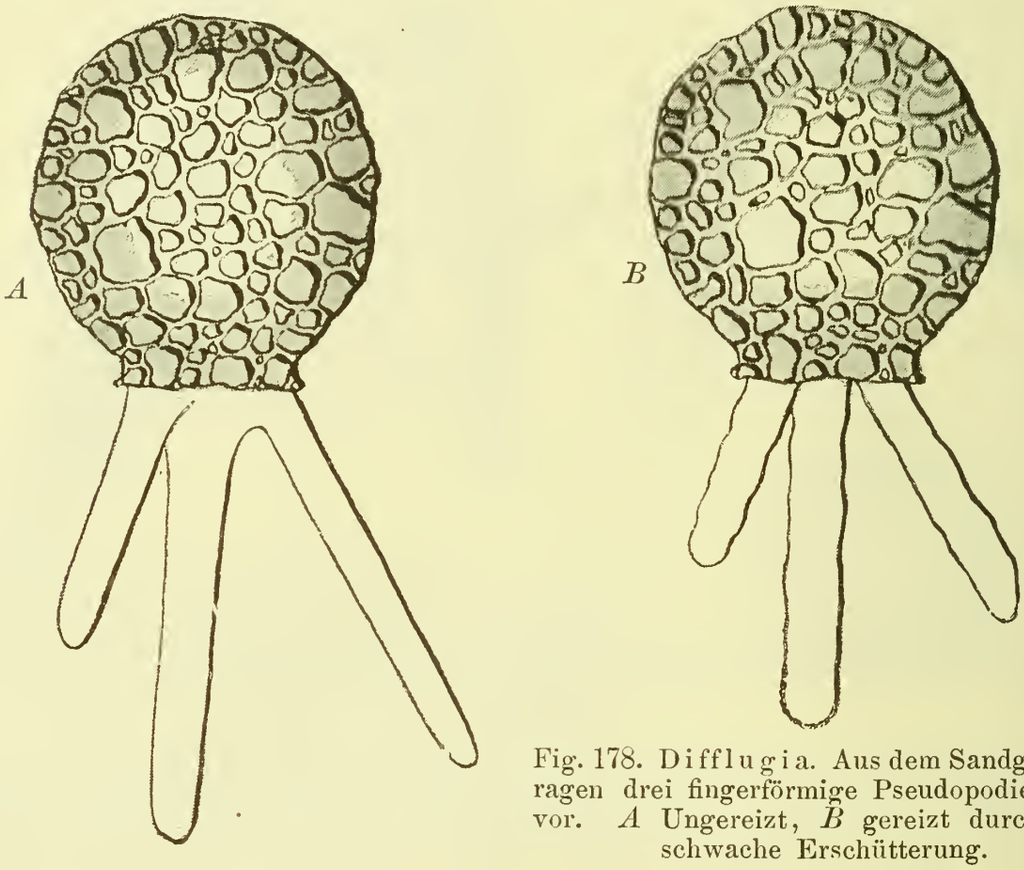


Fig. 178. Difflugia. Aus dem Sandgehäuse ragen drei fingerförmige Pseudopodien hervor. *A* Ungereizt, *B* gereizt durch eine schwache Erschütterung.

plasmamasse mit seiner glatten Unterlage, durch Kohäsionswirkung in manchen Fällen auch die Expansion der Pseudopodien beeinflussen könnten.

Bei den nackten Protoplasmakörpern der Rhizopoden bringt an den ausgestreckten Pseudopodien ein einzelner Erschütterungsstofs, wie er etwa durch einen starken Schlag auf den Objektträger unter dem Mikroskop erzeugt werden kann, je nach dem sehr verschiedenen Grade ihrer Reizbarkeit, mehr oder weniger starke Kontraktionserscheinungen hervor[1]). Eine Amöbe, ein Actinosphaerium etc., die in dieser Weise gereizt werden, sistieren ihre zentrifugale Protoplasmaströmung, d. h. die Ausstreckung ihrer Pseudopodien, momentan, bei starker Reizung kann sogar eine teilweise Einziehung der Pseudo-

[1]) Verworn: „Psycho-physiologische Protistenstudien.“ Jena 1889.

podien, eine vorübergehend zentripetale Protoplasmaströmung eintreten. Andere Formen dagegen, wie die mit zierlichem, aus Sandkörnchen gebautem Gehäuse versehenen Difflugien (Fig. 178), reagieren energischer auf die mechanische Reizung. Schon bei einer schwachen Erschütterung werden die Pseudopodien langsam mehr oder weniger weit retrahiert, wobei ihr vorher glatter Kontur runzelig wird (Fig. 178 *B*). Bei stärkerer Erschütterung aber werden die Pseudopodien häufig

Fig. 179. Kontraktion eines Pseudopodiums von Difflugia lobostoma nach starker Erschütterung. Sieben aufeinanderfolgende Stadien der Retraktion.

mit solcher Gewalt in den Protoplasmaleib hineingezogen, dafs ihre Enden, da das Protist durch ein klebriges Sekret an seiner Unterlage festhaftet, durch den energischen Zug abreifsen. Bei stärkerer Reizung macht sich gleichzeitig die Veränderung, welche die Pseudopodien erfahren, noch in viel ausgeprägterem Mafse geltend als bei der schwächeren: die Pseudopodien werden nicht blofs runzelig, sondern es quellen aus ihrer ganzen Oberfläche über den glatten Kontur hinaus kleine Tröpfchen hervor[1]), die, je weiter die Reizwirkung sich entwickelt, um so gröfser werden, zu einer myelinartigen Masse zusammenfliefsen und sich deutlich von einem stark lichtbrechenden, in der Achse des Pseudopodiums sichtbar werdenden Strange sondern (Fig. 179), bis das Pseudopodium ganz eingezogen ist und seine Masse mit dem übrigen Körperprotoplasma vermischt. Auch unter den Polythalamien der See finden sich viele Formen mit sehr grofser Reizbarkeit, die schon auf einen einzigen Erschütterungsstofs hin ihr ganzes reich verzweigtes Pseudopodiennetzwerk einziehen.

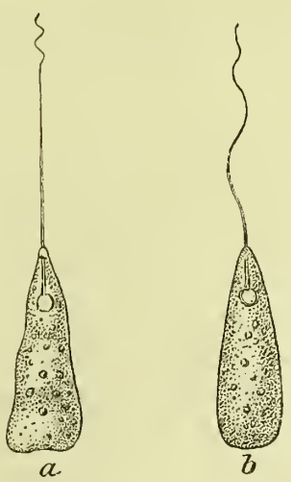
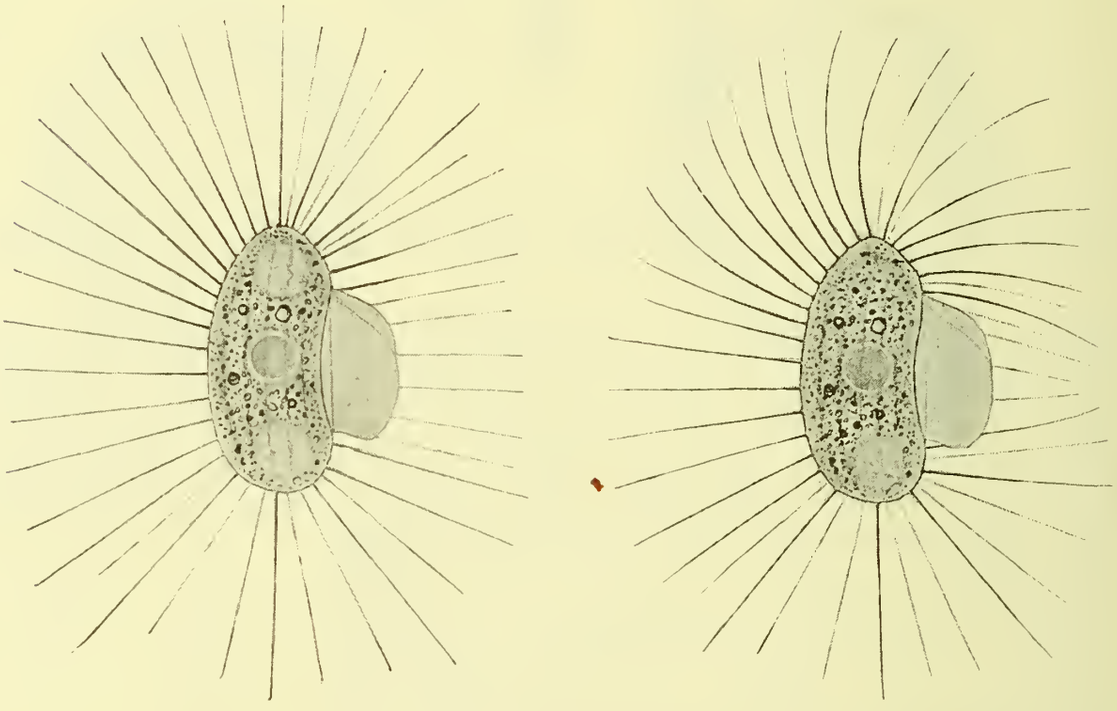


Fig. 180. Peranema, eine Geifselinfusorienzelle. *a* Ungestört schwimmend, *b* durch Erschütterung gereizt.

In der gleichen Weise kann man auf dem Objektträger unter dem Mikroskop die Wirkungen eines Erschütterungsstofses auf die Geifsel- und Wimperbewegung beobachten. Verfolgen wir z. B. eine Peranema unter dem Mikroskop auf ihrem Wege, so finden wir, dafs dieses kleine Infusorium lediglich durch die regelmäfsigen Peitschenschwingungen seines vorderen Geifselendes gerade und ungestört sich durch das Wasser

[1]) Vergl. auch Fig. 162 pag. 388.

bewegt (Fig. 180). Führen wir aber jetzt einen kurzen Schlag auf den Objektträger aus, so erfolgt sogleich ein energischer Peitschenschlag der ganzen Geifsel, der dem Flagellat eine andere Bewegungsrichtung gibt. Darauf setzt es wie vorher ruhig, nur das Ende seiner Geifsel schwingend, seinen Weg wieder fort. Der mechanische Reiz hat also eine Verstärkung des Geifselschlages zur Folge gehabt. Dasselbe können wir bei der Flimmerbewegung der Wimperinfusorien beobachten. Folgen wir unter dem Mikroskop einem recht ruhig und nicht zu schnell dahinschwimmenden Paramaecium, das sich durch das Spiel seiner Wimpern wie durch unzählige kleine und schnell schlagende Ruder durch das Wasser bewegt, so sehen wir, wie es auf einen Erschütterungsstofs hin seine Bewegung plötzlich beschleunigt, um aber sofort wieder zu seiner vorhergehenden Geschwindigkeit zurückzukehren. Viel deutlicher aber ist diese Wirkung bei Pleuronema chrysalis



A *B*

Fig. 181. Pleuronema chrysalis. *A* Still liegend, *B* im Begriff, auf einen Erschütterungsreiz zu springen. Die Wimpern sind im Schlag begriffen.

zu beobachten, einem kleinen bohnenförmigen Infusor, das in der Regel lange Zeit ganz still im Wasser liegt und seine langen, strahlenförmigen Wimpern vollkommen ruhig hält (Fig. 181), im Moment einer ganz geringen Erschütterung aber plötzlich eine oder einige wenige, sehr energische Schläge mit den Wimpern ausführt, so dafs es einem Floh ähnlich durch das Wasser springt, um gleich darauf wieder an einem anderen Orte ruhig liegen zu bleiben. Ähnliche Fälle gibt es in der sanguinischen Infusorienwelt in grofser Fülle. Weit und breit finden wir, dafs mechanische Reize energische Wimperschläge auslösen.

Auch um die Wirkungen mechanischer Reize auf die Muskelbewegung zu beobachten, bietet das Infusorienleben unzählige Gelegenheiten. Die glatten Muskelfäden (Myoïde) sind unter den Infusorien weit verbreitete Organoïde, und wie überhaupt alles im Leben dieser

in ewiger Erregung befindlichen Protisten mit grofser Schnelligkeit geschieht, so reagieren auch die kontraktilen Fäden auf die geringste Erschütterung mit einer plötzlichen, heftigen Kontraktion. Es gibt wenig Anblicke in der mikroskopischen Welt, die so anmutig und fesselnd sind wie das Zusammenzucken eines weitverzweigten Vorticellinenbäumchens nach jeder kleinen Erschütterung (Fig. 182). Im Moment des Stofses kontrahieren sich gleichzeitig und blitzschnell die sämtlichen Stielmyoïde der einzelnen Individuen, und die Stiele legen sich in zierliche Sprungfedertouren (Fig. 182*B*). Auch Stentor, der in der Ruhe seine schöne Trompetenform entfaltet hat, zuckt durch die Kontraktion seiner vielen, in der äufseren Körperschicht gelegenen Myoïdfäden auf jede Erschütterung plötzlich zu einer gestielten Kugel zusammen (Fig. 173 pag. 400). Ebenso verhalten sich die quergestreiften Muskeln der höheren Tiere, ohne freilich den gleichen hohen Grad

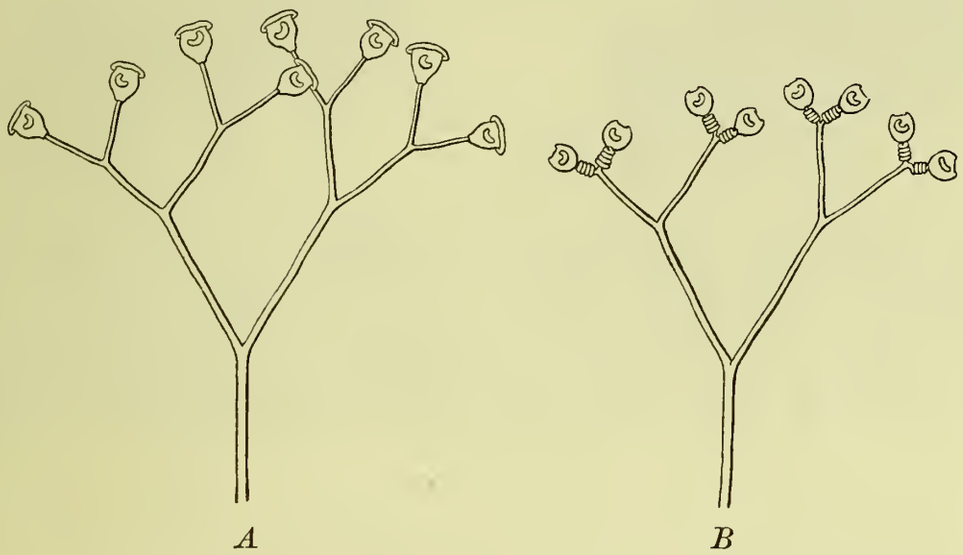


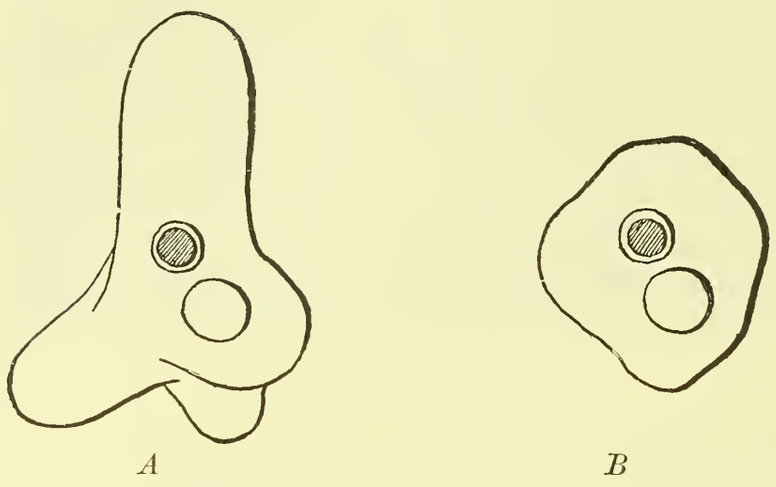
Fig. 182. Carchesium polypinum, eine verzweigte Vorticellinen-Kolonie. *A* Ungereizt, *B* durch Erschütterung gereizt. Die einzelnen Individuen sind durch Kontraktion ihres Stielmyoïds zusammengeschnellt.

der Reizbarkeit zu besitzen. Es bedarf schon eines stärkeren Schlages auf die Muskelsubstanz selbst, um z. B. einen Froschmuskel durch mechanische Reizung zum Zucken zu bringen.

Die Erregung der Lichtproduktion durch mechanische Reize ist jedem bekannt, der eine Reihe schöner, ruhiger Sommernächte am Meer verbracht hat. Die eigenartige glashelle Tierwelt, welche bei ruhigem Wetter die oberflächlichen Schichten des Meeres belebt, hat, gleichgültig, welchen Tierklassen ihre verschiedenen Mitglieder angehören, die wundervolle Fähigkeit, bei jedem Schaukeln des Bootes, bei jeder Ruderbewegung, bei jedem Wellenschlag hell aufzuleuchten. Wo viele kleine Organismen, wie Noktiluken, Radiolarien, Ktenophoreneier etc., im Meere als Plankton treiben, kann man sich den physiologischen Genufs eines magischen Funkensprühens im Wasser des Abends sogar im Zimmer verschaffen. Bei jedem Umrühren des Meerwassers im Glase blitzen diese einzelligen Wesen im Moment der Berührung mit dem Glasstabe hell auf, um sofort wieder in Dunkelheit zu versinken. Hundertfach sprühen die Funken im Glase und bieten einen ästhetischen Anblick von solcher Schönheit, dafs selbst das so viel

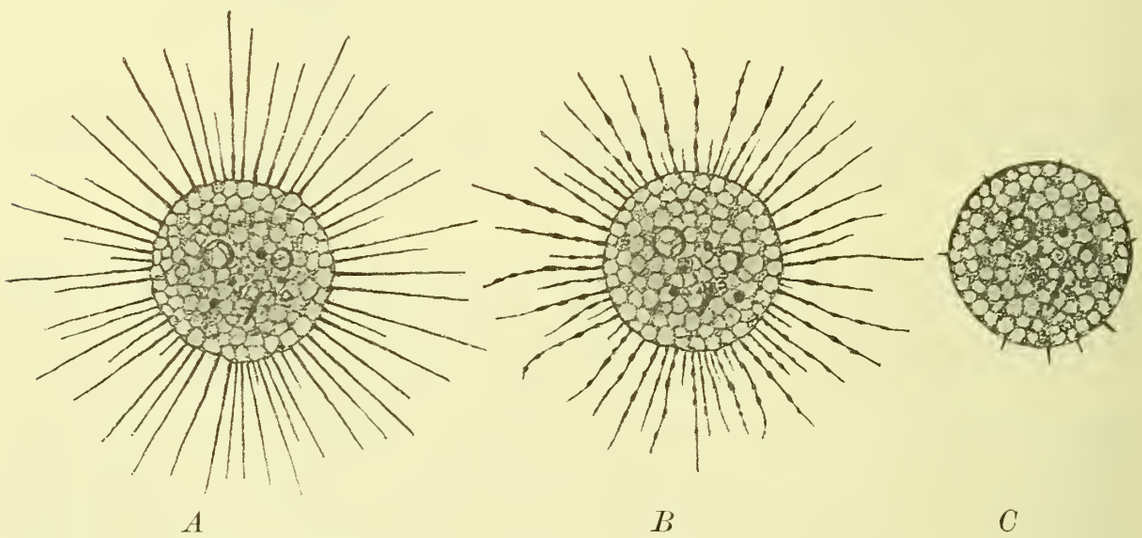
geschmähte verhärtete Gemüt des Vivisektors davon nicht unberührt bleibt.

Ehe wir uns von der Betrachtung der erregenden Wirkungen mechanischer Reize abwenden, verdient noch eine Gruppe von Erscheinungen unsere Aufmerksamkeit; das sind die Folgen rhythmisch sich wiederholender Erschütterungen. Hierbei kommen die Erscheinungen, welche bei einmaliger Erschütterung sich nur unvollkommen entwickeln, durch Summation in ihrem stärksten Grade zum Ausdruck, vorausgesetzt, dafs die einzelnen Erschütterungsstöfse einander folgen, ehe der Reizerfolg jedes einzelnen schon wieder vorübergegangen ist. Am deutlichsten ausgesprochen finden wir diese Tatsache bei den Kontraktionsbewegungen, wo sich eine Kontraktion über die andere „superponiert", so dafs gar keine Expansion dazwischen Zeit hat, sich zu entwickeln, sondern ein vollständiger Kontraktionskrampf entsteht, den wir als „mechanischen Tetanus" bezeichnen. Die Eigen-



A *B*

Fig. 183. Amöbe. *A* Normal, *B* nach tetanischer Reizung auf der Stimmgabel.

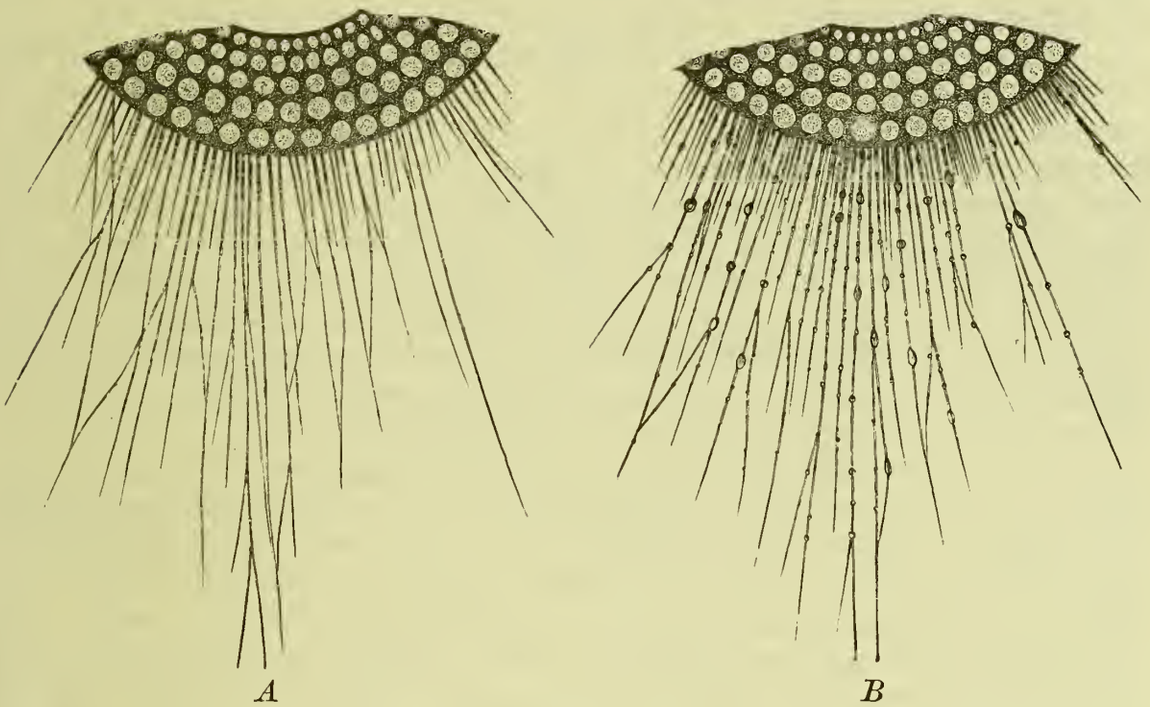


A *B* *C*

Fig. 184. Actinosphaerium. *A* Ungestört, *B* im Beginn stärkerer tetanischer Reizung, *C* im vollkommenen mechanischen Tetanus.

tümlichkeit des Tetanus besteht darin, dafs er, obwohl distinuierlich aus lauter einzelnen Kontraktionen zusammengesetzt, doch wegen der schnellen Aufeinanderfolge derselben den Eindruck eines kontinuierlichen Vorganges macht. Die einfachste Methode, um rhythmische Erschütterungen zu erzeugen, ist die, dafs man die Objekte entweder in einem flachen Näpfchen durch ein rotierendes Zahnrad mit weiten Speichen erschüttert oder auf einem dünnen Glasplättchen an

dem einen Zinken einer Stimmgabel von geeigneter Tonhöhe befestigt und den anderen Zinken mit einem Geigenbogen anstreicht. Die sofort im Moment der Beendigung des Versuches angestellte Beobachtung zeigt dann, dafs Amöben, Actinosphaerium und andere Rhizopoden ihre Pseudopodien vollständig eingezogen haben und sich im Stadium stärkster Kontraktion, d. h. in mehr oder weniger vollkommener Kugelform, befinden (Fig. 183). Unterbricht man den Versuch schon nach kurzer Dauer der Erschütterung, so kann man, je nach dem Zeitpunkt der Unterbrechung, die verschiedenen Stadien der Entwicklung des Tetanus beobachten. Die Pseudopodien sind dann erst unvollkommen eingezogen. Charakteristisch sind dabei die Erscheinungen an langen, fadenförmigen Pseudopodien, z. B. des Actinosphaerium oder Orbitolites (Fig. 184 u. 185). Bei ganz



A *B*

Fig. 185. Orbitolites. Ein Teil der Schalenoberfläche mit ausgestreckten, fadenförmigen Pseudopodien. *A* Ungereizt, *B* nach stärkeren Erschütterungsstöfsen.

schwachen Erschütterungsstöfsen bleiben hier die Pseudopodienfäden glatt und gerade, wie sie im ungestörten Zustande waren, und ihr Protoplasma fliefst langsam, aber stetig ausnahmslos in zentripetaler Richtung. Sind die Erschütterungsstöfse aber heftiger, dann nehmen die vorher glatten Pseudopodien ein variköses Aussehen an, indem das zentripetal strömende Protoplasma derselben sich zu lauter kleinen Spindelchen und Kügelchen sammelt, von denen die kleineren in die nächstliegenden gröfseren hineinfliefsen, die gröfseren sich immer mehr dem zentralen Protoplasmakörper nähern, bis schliefslich nach längerer Dauer der Einwirkung alles Protoplasma in den Zellkörper selbst hineingeflossen ist[1]). Die eigentümliche Tröpfchenbildung auf den Pseudopodien ist eine bei den mit fadenförmigen Pseudopodien versehenen Rhizopoden allgemein verbreitete Eigentümlichkeit des stark und dauernd gereizten Protoplasmas, die nur ein spezieller Fall der allgemeinen Erscheinung ist, dafs stärkere Reize

[1]) Verworn: „Die Bewegung der lebendigen Substanz. Eine vergleichend-physiologische Untersuchung der Kontraktionserscheinungen.“ Jena 1892.

nackte Protoplasmamassen zur Annahme der Kugelform veranlassen. Dasselbe Bestreben der Kugelbildung, welches alles gereizte Protoplasma als Ganzes zeigt, macht sich auch in seinen einzelnen Teilen bemerkbar[1]).

Die Flimmerbewegung wird durch rhythmisch intermittierende Erschütterungen zu grofser Energie gesteigert, so dafs Infusorien, welche auf diese Weise gereizt sind, noch eine beträchtliche Zeitlang nach der Reizung wie rasend durch das Wasser stürmen. Zur Entwicklung eines wirklichen Tetanus, bei dem die Wimpern in Kontraktionsstellung gekrümmt stehen blieben, scheint es indessen hierbei nicht zu kommen, wenigstens sind solche Beobachtungen bis jetzt noch nicht gemacht worden. Die rhythmische Bewegung der Flimmerhaare bleibt dauernd bestehen und wird nur in ihrer Geschwindigkeit und Amplitude verändert.

Dagegen können wir beim Muskel sehr leicht einen mechanischen Tetanus erzeugen. Vorticellen, in der oben beschriebenen Weise gereizt, verfallen sofort in Tetanus. Der Stielmuskel bleibt dauernd kontrahiert. Ja, der Tetanus ist häufig so stark, dafs sich die Zellkörper der Vorticellen von den Stielen ablösen und frei durch das Wasser davonschwimmen. Kurze Zeit nach dem Aufhören der Reizung strecken sich dann die isolierten Stiele wieder, bleiben aber selten noch einige Zeit am Leben. Den quergestreiften Muskel kann man durch ein rhythmisch tätiges Hämmerchen, das man vorsichtig auf den Muskel schlagen läfst, ebenso in mechanischen Tetanus versetzen, so dafs er während der Dauer des Reizes kontrahiert bleibt.

Der äufseren Erscheinung nach könnte man verführt werden, den Tetanus der kontraktilen Substanzen für eine Lähmungserscheinung zu halten, denn die Amöbe, das Actinosphaerium, der Muskel etc. befinden sich während des tetanischen Zustandes anscheinend in völliger Ruhe und Bewegungslosigkeit, wie die gleichen Objekte, wenn etwa ein Narkotikum auf sie eingewirkt hat. Allein, beide Zustände haben durchaus nichts miteinander zu tun. Der Unterschied ist vielmehr fundamental; das zeigt eine genauere Untersuchung des Verhaltens der Stoffwechselvorgänge. Während nämlich in der Narkose die Stoffwechselvorgänge eine wirkliche Lähmung erfahren, haben die Stoffwechseluntersuchungen am tetanisierten Muskel ergeben, dafs im Tetanus der Stoffwechsel bedeutend gesteigert ist. Die Menge der Zerfallsprodukte der lebendigen Substanz, wie Kohlensäure, Milchsäure etc., erfährt eine aufserordentliche Zunahme; gewisse Stoffe, die im Muskel aufgehäuft sind, wie Glykogen, werden im Tetanus verbraucht, und die Wärmeproduktion des Muskels steigt während der tetanischen Kontraktion in beträchtlichem Mafse. Daraus geht hervor, dafs im tetanischen Zustande der Lebensvorgang eine bedeutende Steigerung erfährt, dafs also der Tetanus durchaus keine Lähmungs-, sondern im Gegenteil eine wirkliche Erregungserscheinung ist.

Analog dem Tetanus der kontraktilen Substanzen erscheint auch die Lichtproduktion der Noktiluken bei intermittierender Reizung als ein kontinuierlicher Vorgang. Freilich nimmt dieselbe nach kurzer Zeit schon ganz bedeutend an Intensität ab: sie ermüdet[2]).

---

[1]) Vergl. hierzu die Erscheinungen der Nekrobiose pag. 352 Fig. 147.

[2]) Massart: „Sur l'irritabilité des noctiluques.“ In „Bull. scientif. de la France et de la Belgique“ Tome 25.

b. Lähmungserscheinungen.

So mannigfaltig und weit verbreitet die erregenden Wirkungen mechanischer Reize sind, so spärlich sind die Lähmungserscheinungen, welche durch mechanische Reize hervorgerufen werden, und sogar diese spärlichen Erscheinungen sind zum Teil noch wenig untersucht.

So hat Horvath[1]) und später übereinstimmend mit ihm Reinke[2]) die Angabe gemacht, dafs Bakterien, wenn sie dauernd regelmäfsigen Erschütterungen in ihren Kulturen ausgesetzt werden, eine Beeinträchtigung ihrer Vermehrung erfahren, mit anderen Worten, dafs eine Lähmung des Wachstums stattfindet. Später ist von anderen Seiten die Beweiskraft der betreffenden Experimente wieder angefochten worden; aber neuerdings hat Meltzer[3]) in einer ausführlichen Versuchsreihe die Beobachtungen von Horvath und Reinke im wesentlichen bestätigt, indem er zeigte, dafs regelmäfsige Vibrationen nicht blofs eine Lähmung des Wachstums, sondern unter bestimmten Verhältnissen sogar den vollständigen Tod und körnigen Zerfall des Protoplasmas herbeiführen können.

Ferner machte Engelmann[4]) die Beobachtung, dafs die Bewegung der Diatomeen und Oscillarien nach Erschütterungen stillsteht. Allein, hier bleibt die Frage unentschieden, ob dieser Stillstand der Bewegung als Lähmungserscheinung oder vielmehr als Ausdruck tetanischer Erregung, wie etwa der Stillstand der Protoplasmabewegung bei den tetanisierten Amöben, zu deuten sei.

Endlich haben wir aber in der Drucklähmung der Nerven jedenfalls eine wirkliche Lähmungserscheinung vor uns, die den Lähmungserscheinungen, welche die Narkotika hervorrufen, an die Seite zu stellen ist. Diese Drucklähmung, welche eintritt, wenn ein Nerv einige Zeit, aber nicht zu stark, komprimiert wird, ist als „Gefühl des Einschlafens“ der Extremitäten allgemein bekannt. Aufser in den subjektiven Erscheinungen äufsert sich das „Eingeschlafensein“ darin, dafs die Reizleitungsfähigkeit des gedrückten Nerven herabgesetzt oder ganz unterbrochen ist, so dafs die Muskeln, welche von dem betreffenden Nerven versorgt werden, eine Zeitlang nicht durch den Nerven zur Kontraktion erregt werden können. Kurze Zeit nach Aufhebung des Druckes stellt sich dann die Leitungsfähigkeit wieder ein.

Damit dürften aber auch ziemlich alle Tatsachen erschöpft sein, welche als Lähmungswirkungen mechanischer Reize aufgefafst werden können.

3. Die Wirkungen thermischer Reizung.

Die Anwendung der thermischen Reizung läfst bei weitem weniger Modifikationen zu als die Anwendung mechanischer oder gar chemischer Reize, denn wir können lediglich als Reiz eine Temperaturerhöhung oder Temperaturerniedrigung auf die lebendige Substanz ein-

---

[1]) Horvath: „Über den Einfluss der Ruhe und der Bewegung auf das Leben.“ In Pflügers Arch. Bd. 17, 1878.

[2]) J. Reinke: Über den Einfluss mechanischer Erschütterung auf die Entwicklung der Spaltpilze.“ In Pflügers Arch. Bd. 23, 1880.

[3]) Meltzer: „Über die fundamentale Bedeutung der Erschütterung für die lebende Materie.“ In „Zeitschr. f. Biologie“ Bd. 12, 1894.

[4]) Engelmann: „Physiologie der Protoplasma- und Flimmerbewegung.“ In Hermanns Handbuch der Physiologie Bd. 1. Leipzig 1879.

wirken lassen. Rhythmische Temperaturschwankungen von einiger Geschwindigkeit lassen sich der Natur des thermischen Reizes entsprechend nicht leicht erzielen, da die Wärme zu lange Zeit braucht, um sich einem Körper mitzuteilen oder aus ihm zu verschwinden. Daher ist es z. B. nicht möglich, einen dem mechanischen Tetanus entsprechenden Wärmetetanus zu erzeugen. So gestaltet sich denn die thermische Reizung überaus einfach, und ebenso einfach erweisen sich die Wirkungen derselben.

a. Erregungserscheinungen.

Wenn wir ausgehen von der Durchschnittstemperatur, unter der sich eine Zelle normalerweise befindet, die also das Optimum der Lebensbedingung vorstellt, so finden wir als weit verbreitete Wirkung steigender Temperatur die Erscheinung, dafs bis zu einem bestimmten Punkte aufwärts die Erregung mit zunehmender Temperatur steigt. Das gilt für die verschiedensten Lebenserscheinungen.

Für die Stoffwechselerregung durch steigende Temperatur bietet z. B. das Pflanzenleben eine grofse Anzahl von deutlichen Beispielen, die zeigen, wie mit steigender Temperatur innerhalb bestimmter Grenzen die Lebenserscheinungen, wie Kohlensäurespaltung, Stärkebildung, Eiweifsbildung etc., an Intensität zunehmen. Dabei findet man, dafs die Temperaturen, mit denen die Erregung ihr Maximum erreicht, nicht nur für die verschiedenen Formen der lebendigen Substanz, sondern auch für die einzelnen Teilerscheinungen des Stoffwechsels an demselben Objekt sehr verschieden sind. Ebenso beobachtet man auch im Tierreich, dafs gewöhnlich der Stoffwechsel proportional der Temperatur zunimmt, und bereits Spallanzani hat für die Kaltblüter, speziell für die Schnecken, gezeigt, dafs der Sauerstoffverbrauch mit steigender Temperatur wächst.

Es darf indessen nicht unerwähnt bleiben, dafs es einen Fall gibt, in dem der Stoffwechsel umgekehrt mit abnehmender Aufsentemperatur zu- und mit zunehmender abnimmt. Das ist das Verhalten der homoiothermen (warmblütigen) Tiere. Es ist eine bekannte Tatsache, dafs die Warmblüter mit steigender Temperatur eine Abnahme des Stoffwechsels erfahren. Der Mensch hat im Winter einen viel regeren Stoffwechsel als im Sommer; er verbraucht am meisten Nahrung bei den niedrigsten und am wenigsten bei den höchsten Temperaturgraden. Dieses merkwürdige Paradoxon ist bisher noch wenig aufgeklärt, und Pflüger[1]), der sich eingehend mit dieser Frage beschäftigt hat, kommt auch nur auf Grund gewisser Hypothesen zu einer Lösung dieses scheinbaren Widerspruchs. Das Charakteristikum des Warmblüters liegt bekanntlich gegenüber allen anderen Tieren darin, dafs er in seinem Nervensystem Mechanismen besitzt, welche auf reflektorischem Wege die Temperatur des Körpers regulieren und auf gleicher Höhe erhalten, mag die Aufsentemperatur noch so grofsen Schwankungen unterworfen sein. Der Stoffwechsel, welcher ja die Quelle der Wärmeproduktion im tierischen Organismus ist, steht aber bei den Warmblütern im Dienste der Wärmeregulation. Ist die Aufsentemperatur sehr niedrig, so wird auf dem Wege durch das Nerven-

[1]) Pflüger: „Über Wärme und Oxydation der lebendigen Materie.“ In Pflügers Arch. Bd. XVIII, 1878.

system reflektorisch von der Haut her der Stoffwechsel und damit die Wärmeproduktion gesteigert, um die stärkeren Wärmeverluste des Körpers wieder zu decken, und umgekehrt, ist die Aufsentemperatur sehr hoch, so erfährt der Stoffwechsel und damit die Wärmeproduktion, ebenfalls auf reflektorischem Wege, eine entsprechende Herabsetzung. Die Stoffwechselsteigerung der Zellen bei der Kälte und die Stoffwechselherabsetzung bei der Wärme wird also nicht direkt durch die Temperatur hervorgerufen, sondern durch Reize, die vom Zentralnervensystem her kommen. Aber damit ist das Paradoxon doch noch nicht beseitigt, sondern nur verschoben. Die Erregung des Zentralnervensystems, welche die Reize liefert, wird ja erst von der Körperoberfläche, von der Haut her durch Abkühlung oder Erwärmung auf dem Wege der Temperaturnerven ausgelöst, und so bleibt uns immer noch die Frage offen, wie steigende Temperatur eine Herabsetzung und sinkende Temperatur eine Steigerung der Erregung im Zentralnervensystem hervorrufen kann. Um diese Frage in Übereinstimmung mit dem allgemeinen Temperaturgesetz zu lösen und so das anscheinende Paradoxon zu beseitigen, hat sich Pflüger[1]) folgende Hypothese gebildet. Er stellt sich vor, „dafs das Zentralorgan des Temperatursinnes zwei Substanzen enthalte als Substrate zweier verschiedener spezifischer Energien; die Erregung der einen dieser Substanzen offenbart sich dem Bewufstsein als Wärmegefühl, die Erregung der anderen als Kältegefühl. Man hätte sich dann noch weiter vorzustellen, dafs beide Substanzen in solchen Leitungsbeziehungen stehen, denen zufolge die Erregung der einen Substanz abnimmt, wenn die der andern steigt, und umgekehrt". Solche Verhältnisse kennen wir in der Tat mehrfach in unserem Zentralnervensystem. Unter dieser Voraussetzung ist es klar, dafs mit steigender Aufsentemperatur das Wärmezentrum erregt und umgekehrt das Kältezentrum gehemmt werden mufs, während mit sinkender Temperatur das Wärmezentrum gehemmt und umgekehrt das Kältezentrum erregt wird. Steht daher das Kältezentrum mit den den Stoffwechsel beeinflussenden Nervenbahnen in Verbindung, so mufs Hemmung des Kältezentrums durch erhöhte Aufsentemperatur eine Herabsetzung des Stoff-

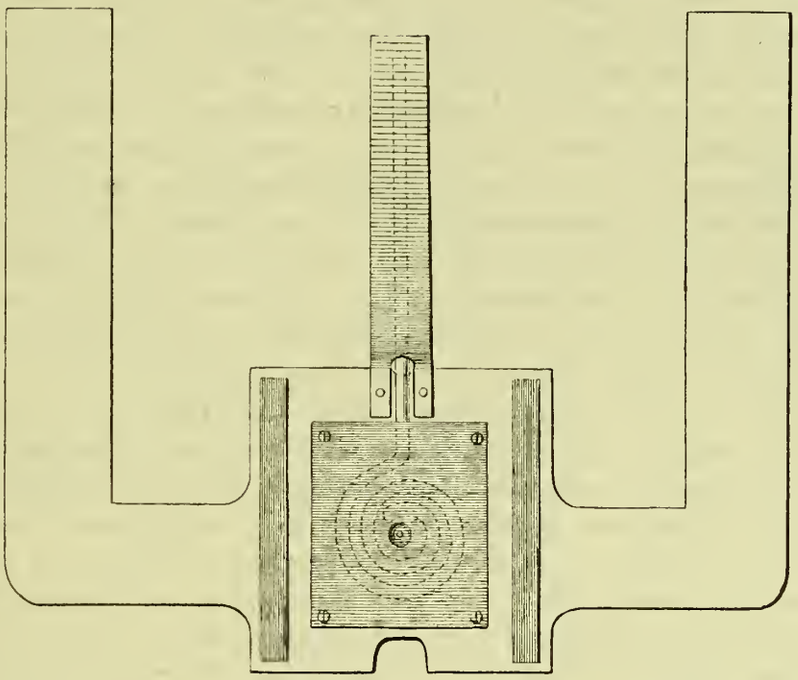


Fig. 186. Heizbarer Objekttisch. Nach Max Schultze.

[1]) Pflüger, l. c.

wechsels zur Folge haben, und umgekehrt. Indessen ist diese Vorstellung doch zunächst nur hypothetisch.

Die Steigerung der Lebenserscheinungen durch zunehmende Temperatur macht sich auch am Formwechsel bemerkbar, wo sich derselbe überhaupt deutlich ausprägt, also vor allem an Organismen, die in der Entwicklung begriffen sind, an Zellen, deren lebendige Substanz sich vermehrt und fortpflanzt. So fangen Pflanzensamen erst bei einer bestimmten Temperatur an zu keimen: der Mais etwa bei 9° C., Dattelkerne erst bei etwa 15° C.[1]). Von diesen Punkten an nimmt mit steigender Temperatur das Wachstum immer mehr zu bis etwa gegen 30—40° C. Ebenso sind zahlreiche Beobachtungen an Bakterien gemacht worden, die dasselbe Verhältnis gezeigt haben. Der Heubazillus z. B. wächst nach den Untersuchungen von Brefeld erst von einer Temperatur von 6° C. an und vermehrt sich mit steigender Temperatur immer schneller bis zu 30° C. Der Tuberkelbazillus beginnt, wie Koch gezeigt hat, erst bei 28° C. zu wachsen und pflanzt sich am schnellsten fort bei 37 bis 38° C. Dafs der Tuberkelbazillus erst bei so hoher Temperatur anfängt zu wachsen, ist auf seine parasitische Lebensweise in den Geweben der warmblütigen Tiere zurückzuführen, mit deren Körpertemperatur auch das Optimum seines Wachstums zusammenfällt. Eine Anzahl ähnlicher Beispiele aus dem Leben der Bakterien hat De Bary[2]) in seinen Vorlesungen über Bakterien zusammengestellt. Untersuchungen an anderen Objekten, wie z. B. an tierischen Eizellen, Leukocyten etc., würden voraussichtlich ganz analoge Resultate ergeben.

Am unmittelbarsten aber machen sich wieder die erregenden Wirkungen auf die Energiewechselerscheinungen bemerkbar, insbesondere auf die Bewegung. Auch hier zeigt sich fast allgemein eine Zunahme der Bewegung mit steigender Temperatur. Um diese Erscheinung an einzelnen lebenden Zellen zu verfolgen, können wir uns am besten des von Max Schultze zu diesem Zwecke konstruierten heizbaren Objekttisches bedienen, der aus einer hufeisenförmigen Messingplatte besteht, die sich an ihrer Krümmung zu einer gröfseren Fläche erweitert (Fig. 186). Unter dieser Fläche, die von einem Diaphragma durchbohrt ist, befindet sich ein spiralig aufgewundenes Thermometerrohr, dessen oberes Ende auf einer Skala zwischen den beiden Ästen des Hufeisentisches emporragt. Das Ganze wird auf dem Objekttisch eines Mikroskops befestigt, und unter die beiden Enden der Hufeisenäste werden Spirituslampen gestellt, welche den Objekttisch langsam erwärmen. An den Thermometern kann man die Höhe der Temperatur, die in der Mitte des Objekttisches herrscht, leicht kontrollieren.

Auf diese Weise können wir uns von der Erscheinung überzeugen, dafs die Protoplasmabewegung der Amöben, wie bereits Engelmann[3]) fand, mit steigender Temperatur immer lebhafter wird, und dafs diese Protisten, wie Kühne[4]) zuerst feststellte, bei 35° C. in heftige Kontraktion verfallen, indem sie Kugelform annehmen, wie nach heftiger

---

[1]) Julius Sachs: „Vorlesungen über Pflanzenphysiologie.“ Leipzig 1882.

[2]) De Bary: „Vorlesungen über Bakterien.“ 2. Aufl. Leipzig 1887.

[3]) Engelmann: „Physiologie der Protoplasma- und Flimmerbewegung.“ In Hermanns Handbuch d. Physiol., Bd. 1, 1879.

[4]) Kühne: „Untersuchungen über das Protoplasma und die Kontraktilität.“ Leipzig 1868.

chemischer oder mechanischer Reizung (vergl. Fig. 188 *B* pag. 422). Ganz analog verhalten sich die anderen Rhizopoden, wie Actinosphärium, Orbitotiles etc. (vergl. Fig. 184 u. 185 pag. 412 u. 413), sowie die Leukocyten der verschiedenartigen Tiere, und auch die Protoplasmaströmung der Pflanzenzellen zeigt dieselben Erscheinungen. Max Schultze[1]) und Nägeli[2]) maſsen die Geschwindigkeit der Körnchenströmung in den Protoplasmafäden der Zellen von Tradescantia und Nitella bei zunehmender Temperatur und sahen, wie sie mit steigender Temperatur immer gröſser wird, und Kühne (l. c.) stellte fest, daſs das Protoplasma in den Zellen der Staubfädenhaare von Tradescantia bei einer Temperatur von 45° C. heftige Kontraktionserscheinungen zeigt, indem es sich in der typischen Weise zu Kugeln zusammenballt (vergl. Fig. 103 pag. 255).

Bei der erregenden Wirkung steigender Temperatur auf die Protoplasmabewegung ist eine wichtige Tatsache zu berücksichtigen, die für die Erklärung mancher, noch später zu behandelnder Erscheinungen von groſser Bedeutung ist: das ist die Tatsache, daſs die beiden Phasen der Bewegung, die Expansionsphase und die Kontraktionsphase, durchaus nicht gleichmäſsig erregt werden[3]). Man kann diese Tatsache am besten an marinen Rhizopoden mit langen, fadenförmigen Pseudopodien feststellen, bei denen die Protoplasmateilchen einen sehr langen Weg zurückzulegen haben. Beobachtet man z. B. die Wirkung steigender Temperatur auf Rhizoplasma (Fig. 135 pag. 304), so sieht man, daſs bis zu etwa 31—32° C. hinauf zwar beide Phasen mehr und mehr erregt werden, so daſs die Protoplasmabewegung beschleunigt wird, daſs aber dabei stets die Expansionsphase die Kontraktionsphase überwiegt, so daſs sich die Pseudopodien mehr und mehr und immer reichlicher ausstrecken. Bei etwa 31—32° C. ist die Erregung beider Phasen gleich stark. Steigert man die Temperatur noch mehr, so sieht man, daſs jetzt die Kontraktionsphase mehr und mehr die Expansion überwiegt, und daſs bei sehr langsamer Zunahme der Temperatur bis gegen 39 und 40° C. hin die Pseudopodien schlieſslich ganz eingezogen werden. Die Erregungskurven für die Expansionsphase und Kontraktionsphase fallen also nicht zusammen, gehen auch nicht parallel, sondern haben beide an verschiedenen Stellen ihr Maximum. Zweifellos ist ein ähnliches Verhalten auch bei anderen kontraktilen Objekten und im Gebiete anderer Reize zu beobachten, und es wäre eine sehr dankbare Aufgabe, in dieser Richtung weitere Studien zu machen.

Die Flimmerbewegung wird, wie Engelmann[4]) an Flimmerepithelien und Rossbach[5]) an Infusorien beobachtet haben, mit steigender Temperatur ebenfalls mehr und mehr bis zu einem be-

---

[1]) Max Schultze: „Das Protoplasma der Rhizopoden und der Pflanzenzellen.“ Leipzig 1863.

[2]) Nägeli: „Die Bewegung im Pflanzenreiche.“ Beiträge zur wissensch. Botanik Heft 2, 1860.

[3]) Verworn: „Erregung und Lähmung.“ Vortrag, gehalten auf der 68. Vers. deutsch. Naturf. u. Ärzte zu Frankf. a. M. 1896. — Derselbe: „Zellphysiologische Studien am Roten Meer.“ Sitzungsber. d. Kgl. Preuſs. Akad. d. Wiss. XLVI, 1896.

[4]) Engelmann, l. c.

[5]) Rossbach: „Die rhythmischen Bewegungserscheinungen der einfachsten Organismen und ihr Verhalten gegen physikalische Agentien und Arzneimittel.“ 1871. In „Arbeiten des zool.-zoot. Inst. zu Würzburg“ 1874.

stimmten Grade erregt. Ein bequemes Objekt für die Beobachtung der Flimmerbewegung eines Epithels liefert uns die Rachenschleimhaut des Frosches. Es gelingt leicht, ein etwa quadratzentimeterbreites Stück dieser Flimmerhaut, deren Wimperschlag nach der Speiseröhre hin gerichtet ist, vom Gaumen loszulösen und abzuschneiden. Spannen wir dieses Stück dann mit vier Nadeln auf einem Korkrahmen (Fig. 187) aus und bedecken die ausgespannte Flimmerschleimhaut mit einem Deckgläschen, so können wir an diesem Objekt, wenn es vor Vertrocknung geschützt wird, tagelang die Flimmerbewegung beobachten und ihre Geschwindigkeit, sei es direkt unter dem Mikroskop, sei es an dem Fortgleiten aufgelegter Blutgerinnsel oder Kohlenstaubpartikelchen, untersuchen. So ist es leicht, festzustellen, wie die Geschwindigkeit und Energie der Bewegung mit steigender Temperatur wächst. Ebenso leicht und vielleicht noch augenfälliger kann man an Infusorien auf dem heizbaren Objekttisch die Flimmerbewegung und ihre Erregung durch steigende Temperatur beobachten. Rossbach, der zuerst diese Untersuchungen an verschiedenen Wimperinfusorien gemacht hat, beschreibt, wie die Flimmerbewegung dieser Protisten an Geschwindigkeit immer mehr zunahm, so dafs die Infusorien bei 25° C. „pfeilschnell hin und her zu schiefsen“ begannen, bis ihre Bewegungen bei 30 bis 35° C. förmlich rasend wurden.

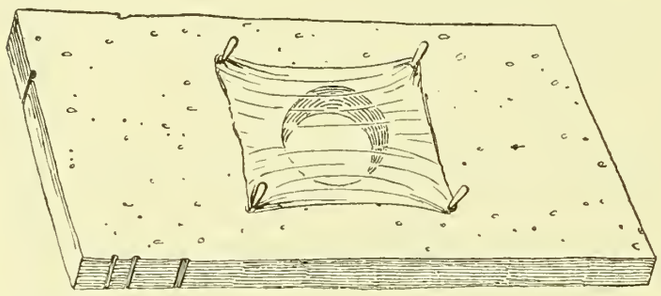


Fig. 187. Rachenschleimhaut des Frosches auf einen Korkrahmen gespannt.

Analog verhält sich schliefslich auch der Muskel. Hängen wir z. B. einen Froschmuskel in eine Kochsalzlösung von 0,75 %, deren Temperatur schnell gesteigert wird, so verkürzt sich der Muskel von etwa 28° C. an mit zunehmender Temperatur immer mehr, bis seine Kontraktion bei etwa 45° C. ihren Höhepunkt erreicht. Tauchen wir aber den Muskel plötzlich in eine Kochsalzlösung von 45° C., so tritt sofort eine plötzliche Kontraktion ein. Auch die Erregbarkeit des Muskels wird mit steigender Temperatur erhöht.

So finden wir in der lebendigen Natur weit verbreitet die Erscheinung, dafs innerhalb gewisser Grenzen steigende Temperatur bis zu einem gewissen Grenzwert erregend auf die Lebensvorgänge wirkt.

b. Lähmungserscheinungen.

Die entgegengesetzten Wirkungen wie die steigende hat im allgemeinen die sinkende Temperatur. Wenn wir von der Durchschnittstemperatur, unter der sich ein Organismus normalerweise befindet, abwärtsgehend die Temperatur immer mehr und mehr herabsetzen, so finden wir in den meisten Fällen, dafs auch die Lebenserscheinungen an Energie mehr und mehr abnehmen, und dafs sie von einem bestimmten niedrigen Temperaturgrade an, der für die verschiedenen Organismen und für die verschiedenen Lebenserscheinungen sehr ver-

schieden hoch liegt, gar nicht mehr wahrnehmbar sind. So sehen wir die meisten Pflanzen im Winter ihren Stoffwechsel einstellen, Seeigeleier, welche in Teilung begriffen waren, bei einer Abkühlung auf 2 bis 3° C. in ihrer Entwicklung stillstehen, Amöben bei wenig über 0° C. ihre Bewegung einstellen und, wenn die Abkühlung schnell erfolgt, in der Form, die sie gerade hatten, erstarren (Fig. 188 *C*). Das Protoplasma wird bei einem bestimmten niederen Temperaturgrad kältestarr. Indessen genügt eine Erwärmung über diesen Punkt, um die Kältestarre wieder zu lösen und die Lebenserscheinungen wieder sichtbar auftreten zu lassen. Wird dagegen die Temperatur unter diesen Punkt noch mehr herabgesetzt, so gelangen wir schliefslich an einen Temperaturgrad, bei dem die Lebensfähigkeit vernichtet wird, von dem an keine Erwärmung mehr das Leben zurückrufen kann. Dieses Temperaturminimum liegt freilich bei den verschiedensten Organismen in sehr verschiedener Höhe. So hat, wie wir sahen, Kühne gezeigt, dafs Amöben schon beim Einfrieren, also bei Abkühlung bis auf wenig unter 0° C. sterben, während Pictet und Macfadyen für Bakterien fanden, dafs sie eine Abkühlung auf mehr als —200 bis —250° C. ertragen können, ohne ihre Lebensfähigkeit zu verlieren[1]). Die Frage, ob bei der Abkühlung irgend welcher lebendigen Substanz einmal ein Punkt erreicht wird, an dem die Lebensprozesse vollkommen still stehen, ohne dafs die Lebensfähigkeit erloschen ist, läfst sich zur Zeit ebensowenig entscheiden, wie die Frage, ob die Lebensvorgänge in der Narkose vollständig zum Stillstand gebracht werden können ohne Vernichtung der Lebensfähigkeit. Die Zustände der Kältestarre und der Narkose sind ganz analog: in beiden sind keine Lebenserscheinungen mehr wahrnehmbar, aus beiden wird durch Zurückführung unter normale Bedingungen die lebendige Substanz wieder zum Leben gerufen, und aus beiden geht sie durch höhere Steigerung des Zustandes, d. h. durch tiefere Narkose und weitere Abkühlung in den irreparablen Tod über. Allein auch diese letztere Tatsache, dafs gesteigerte Narkose und Abkühlung die Lebensfähigkeit der gelähmten Organismen vernichtet, liefert noch keinen Beweis für die Ansicht, dafs in diesem Lähmungszustande die Lebensvorgänge noch nicht vollständig erloschen sind, dafs noch eine „vita minima“ besteht. Vorläufig fehlen noch die entscheidenden Experimente, um diese Frage sicher zu beantworten[2]).

Wenn im allgemeinen die Intensität der Lebensprozesse mit sinkender Temperatur abnimmt, so darf doch nicht übersehen werden, dafs es einzelne merkwürdige Fälle gibt, in denen diese Regel keine Gültigkeit hat. So ist es seit längerer Zeit bekannt, dafs die Erregbarkeit der motorischen Nerven beim Frosch aufserordentlich zunimmt, wenn man den Frosch einige Zeit unter niedriger Temperatur hält. Auch die Erregbarkeit des Rückenmarks solcher Kaltfrösche ist ungeheuer gesteigert, wie Biedermann[3]) vor kurzem erst gezeigt hat. Reizung der sensiblen Nerven, die bei Fröschen unter mittlerer Temperatur überhaupt keine Reflexbewegung hervorzurufen im stande ist, erzeugt bei Kaltfröschen unter Umständen sogar tetanische Krämpfe. Auch

---

[1]) Vergl. pag. 309.

[2]) Vergl. pag. 311.

[3]) Biedermann: „Beiträge zur Kenntnis der Reflexfunktion des Rückenmarkes.“ In Pflügers Arch. Bd. 80, 1900.

an gewissen Infusorien wirkt, wie Pütter[1]) fand, Abkühlung ungemein stark erregend. So wird z. B. bei Stylonychia die Erregung des Wimperschlages durch Abkühlung von 15° bis auf 6° zu einer sonst nie erreichbaren Höhe gesteigert, die bei 6° ihr Maximum hat, von da an aber sehr schnell abnimmt bis zu 4°, wo bereits der Tod der Zelle durch körnigen Zerfall erfolgt. Es bleibt vorläufig unaufgeklärt, wie diese eigentümlichen Erscheinungen zu verstehen sind. Wie es scheint, ist hier ein Umstand von Bedeutung, der erst in neuster Zeit durch die Untersuchung von H. von Baeyer[2]) festgestellt worden ist, das ist die beträchtliche Aufspeicherung von Sauerstoff in der Zelle bei niedrigen Temperaturen. Indessen sind auch hier noch weitere Erfahrungen nötig.

Immerhin sind solche erregenden Wirkungen niedriger Temperaturen bisher nicht in grofser Zahl bekannt. Die gewöhnliche Wirkung ist jedenfalls die lähmende.

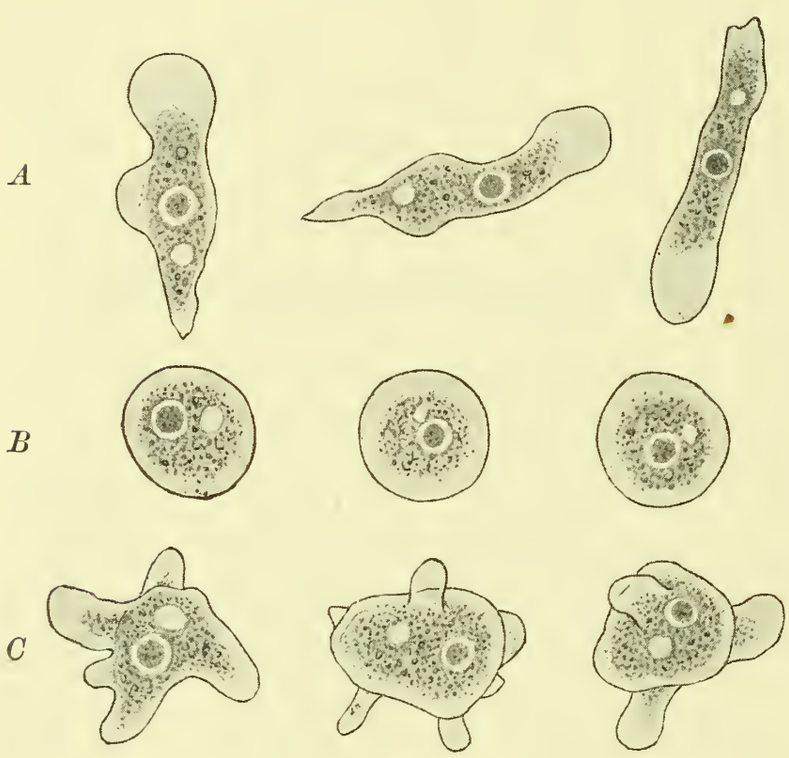


Fig. 188. Körperformen der Amoeba limax bei verschiedenen Temperaturen:
A bei 25° C. Die Amöben haben langgestreckte Keulenform und zeigen lebhafte Protoplasmaströmung;
B bei 40° C. Die Amöben haben Kugelform angenommen u. verharren in Wärmestarre;
C bei 2° C. Die Amöben zeigen einen klumpigen Zellkörper, aus dem zahlreiche kleine Pseudopodien hervorragen. Die Bewegung ist nur bei sehr langdauernder Beobachtung noch bemerkbar.

Die Lähmungserscheinungen durch Kälte sind aber nicht die einzigen, welche durch Temperaturveränderungen herbeigeführt werden. Ebenso wie hohe Kältegrade, lähmen auch hohe Wärmegrade die Lebenserscheinungen. Wir haben gesehen, dafs eine Steigerung der Temperatur im allgemeinen zunächst erregend wirkt, und dafs die Lebensprozesse bei einer Temperatur von bestimmter Höhe sogar einen stürmischen Verlauf nehmen können. Gehen wir aber über diesen Punkt noch mit der Temperatursteigerung hinaus, so nimmt die Intensität der Lebensprozesse plötzlich aufserordentlich schnell ab, und die Lebenserscheinungen werden unmerkbar. Seeigeleier, die in Teilung oder Befruchtung sich befanden, über 30° C. erwärmt,

---

[1]) Pütter: „Studien über Thigmotaxis bei Protisten.“ In Arch. f. Anat. u. Physiol., physiol. Abt. Jahrg. 1900, Suppl.

[2]) H. von Baeyer: „Zur Kenntnis des Stoffwechsels in den nervösen Zentren.“ In Verworns Zeitschr. f. allgem. Physiologie Bd. I pag. 265; 1902.

verharren in dem Moment der Veränderung, in dem sie sich gerade befanden: Amöben, über 35° C. erwärmt, verharren in ihrem kugelförmigen Zustande, die Wimpern der Flimmerzellen bleiben bei der gleichen Temperatur in stark gekrümmter Stellung, d. h. im Kontraktionszustande, stehen, kurz, das Protoplasma verfällt in Wärmestarre (Fig. 188 *B*). Werden die Objekte nach kurzer Einwirkung dieser hohen Temperaturen wieder abgekühlt, so erholen sie sich langsam; dauert die Einwirkung aber zu lange, oder steigt die Temperatur noch ein wenig, so ist eine Rückkehr zum Leben ausgeschlossen. Der Punkt, wo die Lebensprozesse am intensivsten verlaufen, d. h. das Stoffwechsel-Maximum, ist also dem Punkte der Wärmestarre und dem Temperatur-Maximum, nach dessen Überschreitung der Tod eintritt, ungemein nahe, während er in der Mehrzahl der Fälle von dem Punkte der Kältestarre und dem Temperatur-Minimum sehr weit entfernt ist. Im übrigen ist die Analogie zwischen Kältestarre und Wärmestarre vollkommen; beide sind Lähmungserscheinungen. Es

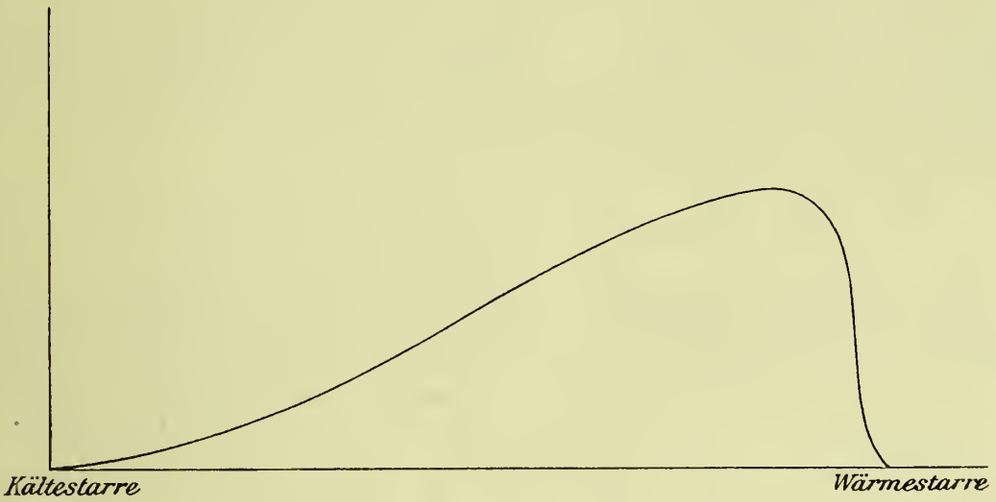


Fig. 189. Kurve der Erregung bei steigender Temperatur. Die Abszisse gibt die Temperatur, die Ordinaten die Erregung an.

ist daher unzweckmäfsig und erweckt unrichtige Vorstellungen, wenn man für Kältestarre und Wärmestarre auch den Ausdruck Kältetetanus und Wärmetetanus anwendet, wie das bisweilen geschehen ist. Die Starre ist gerade das Gegenteil vom Tetanus: Die Starre ist eine Lähmungs-, der Tetanus eine Erregungs-Erscheinung. Ein Kälte- oder Wärmetetanus kann überhaupt nicht erzeugt werden, da zum Begriff des Tetanus das rhythmische Intermittieren des Reizes gehört, das bei der Temperatur wohl kaum erzielt werden kann. Eine Vermischung beider Begriffe kann daher nur zu irrtümlichen Auffassungen führen.

So ist das Leben zwischen zwei Temperaturpunkte, den Punkt der Kältestarre und den Punkt der Wärmestarre, eingeschlossen, an denen die Lebensprozesse ein Minimum haben oder ganz still stehen. Zwischen diesen Punkten aber spielen sich die Lebenserscheinungen in wahrnehmbarer Weise ab, und zwar in den meisten Fällen um so lebhafter, je mehr die Temperatur vom Punkt der Kältestarre an steigt, bis nahe an den Punkt der Wärmestarre. In Bezug auf das letztere Verhältnis scheinen aber bei den verschiedenen Formen der lebendigen Substanz wesentliche Verschiedenheiten zu bestehen, wie

die oben angeführten Fälle von erregender Wirkung sinkender Temperatur zeigen, so dafs es im gegebenen Fall immer erst einer speziellen Feststellung bedarf. Kurz vor dem Punkt der Wärmestarre haben die Lebensprozesse in der Regel ihr Maximum. Von hier an sinkt ihre Intensität mit steigender Temperatur plötzlich ab bis zum Punkte der Wärmestarre. Es wäre daher möglich, wenn wir einen exakten Mafsstab hätten für die Intensität eines jeden Stoffwechselprozesses, die einzelnen Teile des Lebensvorgangs und damit die einzelnen Lebenserscheinungen als eine mathematische Funktion der Temperatur in Form einer Kurve darzustellen, deren Abszisse die Temperatur, deren Ordinaten die Intensität der betreffenden Lebenserscheinung angäben. Eine solche Kurve müfste für die verschiedenen Formen der lebendigen Substanz festgestellt werden. Für die Mehrzahl der Fälle dürfte sie nach den bisherigen Erfolgen etwa die Form von Fig. 189 haben. Da aber die einzelnen Teile des Lebensvorganges, d. h. sowohl die zum assimilatorischen als die zum dissimilatorischen Stoffwechsel gehörigen Prozesse, in sehr verschiedenem Grade von der Temperatur abhängig sind, so würde man in der Konstruktion solcher Kurven das Verhalten der einzelnen Glieder des Stoffwechsels bei jeder Temperaturveränderung noch gesondert zum Ausdruck bringen müssen.

4. Die Wirkungen photischer Reizung.

Wenn in der Physiologie vom Lichtreiz gesprochen wird, so ist darunter nur die chemische, nicht die thermische Wirksamkeit der Lichtstrahlen verstanden. In diesem Sinne gefafst, steht der Lichtreiz den anderen Reizqualitäten in gewisser Weise eigentümlich gegenüber insofern, als man gefunden hat, dafs nicht alle lebendige Substanz auf Lichtreize reagiert, während chemische und mechanische, thermische und galvanische Reize auf alle lebendigen Substanzen Wirkungen hervorrufen.

Bei den höheren Tieren sind es fast ausschliefslich die Sinneszellen der Sehorgane, welche die Fähigkeit, auf Licht zu reagieren, besitzen. Die meisten Gewebezellen sind, soweit bisher die Untersuchungen ergeben haben, nicht für Lichtreize empfänglich. Dagegen unter den Einzelligen besitzen viele, auch solche, die keine besonders für die Lichtperzeption entwickelten Organoïde haben, die Fähigkeit, auf Lichtreize zu reagieren, und bei den chlorophyllhaltigen Protisten und Pflanzen schliefslich ist die Lichtreizbarkeit allgemein verbreitet.

Demnach gibt es genug Zellformen, wie z. B. die Mehrzahl aller Gewebezellen und aller Wimper-Infusorien, die nach unseren bisherigen Erfahrungen durch Lichtreize, sofern deren thermische Wirkung ausgeschaltet ist, nicht im geringsten affiziert werden. Allein man hat in neuerer Zeit eine Beobachtung gemacht, die im Hinblick auf die Frage nach der Lichtreizbarkeit solcher Zellen, die bisher für unempfänglich galten, doch grofse Beachtung verdient.

Seit der Entwicklung unserer modernen Elektrizitätstechnik hat man Mittel kennen gelernt, um elektrisches Licht von ganz ungeheurer Stärke zu erzeugen, Licht, das an Intensität die Strahlen des Sonnenlichtes weit, weit hinter sich läfst, Licht, das mit dem Beiwort „blendend“ nicht mehr genug charakterisiert erscheint. „Zerstörend“ oder „zerleuchtend“ müfste man sagen, denn in Elektrizitätswerken, wo

Arbeiter solchem Lichte ausgesetzt sind, hat man mehrfach beobachtet, daſs die Haut dieser Leute an den unbedeckten Körperstellen echte Nekrose-Erscheinungen zeigt. Die Zellen der Epidermis sterben ab, die oberen Hautschichten schälen sich, und die tieferen Hautschichten zeigen heftige Entzündungserscheinungen und Geschwürsbildungen, ähnlich wie bei Verbrennungen. Und dennoch sind es nicht die thermischen Wirkungen des Lichtes, welche in diesen Erscheinungen zum Ausdruck kommen, sondern die chemischen Wirkungen der kurzwelligen Strahlen des Spektrums, wie man durch Zwischenschaltung von wärmeabsorbierenden Medien feststellen konnte. Es kann also kein Zweifel sein, daſs wir es hier mit einer sehr starken Lichtwirkung zu tun haben an Zellen, deren lebendige Substanz durch die Intensität der Lichtstrahlen, die unter gewöhnlichen Verhältnissen die Erdoberfläche treffen, nur in sehr geringem Maſse affiziert wird.

Diese Tatsache ist sehr beachtenswert, denn es muſs sich nunmehr die Frage erheben, ob nicht auch Zellformen, deren lebendige Substanz als ganz unempfänglich für Licht von unseren gewöhnlichen Intensitätsgraden gehalten worden ist, bei höheren Lichtintensitäten doch etwa auf den Lichtreiz reagieren, ja ob nicht schlieſslich alle lebendige Substanz ebenso, wie sie auf Wärme reagiert, auch durch Licht beeinfluſst wird, nur in verschiedenem Grade, die eine schon durch Strahlen von sehr geringer, die andere erst durch Strahlen von ungeheurer Intensität. Diese Möglichkeit muſs entschieden erwogen werden. Indessen, solange die Experimente fehlen, die uns über diese Frage Aufschluſs geben, und die mit geringen Schwierigkeiten in einem groſsen Elektrizitätswerk ausgeführt werden können und sicher auch in kurzer Zeit ausgeführt werden, solange müssen wir uns allein an die bis jetzt bekannten Tatsachen halten.

Als Indifferenzpunkt, d. h. als diejenige Lichtintensität, bei der von einer Reizwirkung nicht die Rede sein kann, betrachten wir am besten die absolute Dunkelheit. Von hier an beginnt mit zunehmender Intensität des Lichtes auch seine Reizwirkung.

a. Erregungserscheinungen.

Die Stoffwechsel-Wirkungen des Lichtes sind es, welche der ganzen organischen Welt, die heute die Erdoberfläche in unabsehbarer Formenfülle bevölkert, das Leben gewähren. Nicht mit Unrecht, wie wir sehen, haben die alten Naturphilosophen in gewissem Sinne die Tiere als Parasiten der Pflanzenwelt charakterisiert. Zwar nähren sich die Fleischfresser von tierischen Stoffen, aber diese tierische Nahrung stammt von Pflanzenfressern, und so sind auch die Fleischfresser auf die Pflanzenwelt angewiesen. Die Pflanzenwelt aber kann nicht existieren ohne die Einwirkung des Lichtes. Die Sonnenstrahlen geben den Reiz, welcher die Chlorophyllkörper der Pflanzenzelle veranlaſst, die Kohlensäure der Luft in Kohlenstoff und Sauerstoff zu spalten und aus dem Kohlenstoff mit dem durch die Wurzeln aufgenommenen Wasser synthetisch die erste organische Substanz, das erste Produkt des assimilatorischen Stoffwechsels, die Stärke, zu erzeugen. Noch mehr. Die Sonnenstrahlen geben auch den Anstoſs zur Entstehung des grünen Chlorophyllfarbstoffes selbst, wie aus der Tatsache hervorgeht, daſs Pflanzensamen, die man im Dunkeln keimen läſst, ein weiſses oder ein hellgelbes Pflänzchen ent-

wickeln, das zwar auf Kosten der in den Pflanzensamen aufgespeicherten Reservestoffe eine Zeitlang wächst, das aber erst ergrünt, wenn es dem Lichte ausgesetzt wird. Erst nach dem Ergrünen ist die Pflanze im stande, Kohlensäure zu spalten und Stärke zu bilden. So ist die Entstehung des ersten organischen Produktes, aus dem alle andere organische Substanz sich herleitet, die Wirkung des Lichtreizes der Sonnenstrahlen.

Diese assimilatorische Wirkung des Sonnenlichtes kommt nicht allen Lichtstrahlen in gleichem Mafse zu. Wie wir bereits an anderer Stelle [1]) gesehen haben, sind es die Strahlen des roten Lichtes, welche von allen bei gleicher Intensität die stärkste assimilatorische Wirkung entfalten.

Von den Wirkungen des Lichtes auf die Netzhautzellen im Auge des Menschen und der Tiere, welche man objektiv wahrnehmen kann, ist bis jetzt zum gröfsten Teil noch nicht sicher, ob sie auf direkter Reizung der betreffenden Zellen selbst oder auf reflektorischer Erregung durch das Nervensystem beruhen: immerhin müssen Stoffwechselwirkungen in den Retinazellen vorhanden sein, da wir ihre Folgen im Zentralnervensystem, auf das sich die Erregung durch den Sehnerven fortpflanzt, subjektiv als Farben empfinden und objektiv bei anderen Menschen oder Tieren an den Bewegungen erkennen, die bei Lichtreizung durch Vermittlung des Zentralnervensystems ausgelöst werden.

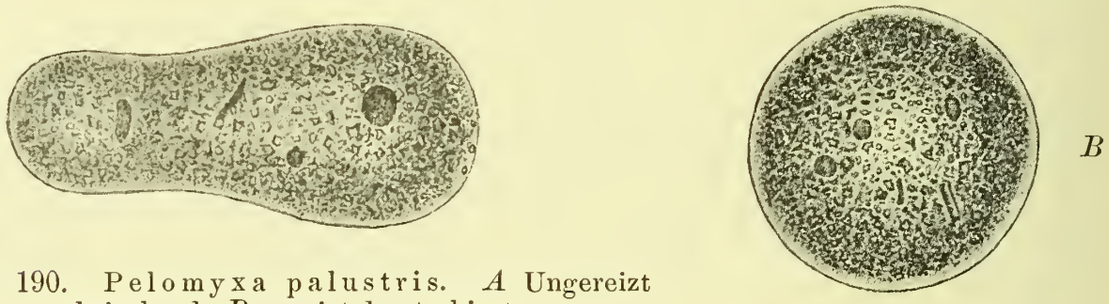


Fig. 190. Pelomyxa palustris. *A* Ungereizt kriechend, *B* gereizt kontrahiert.

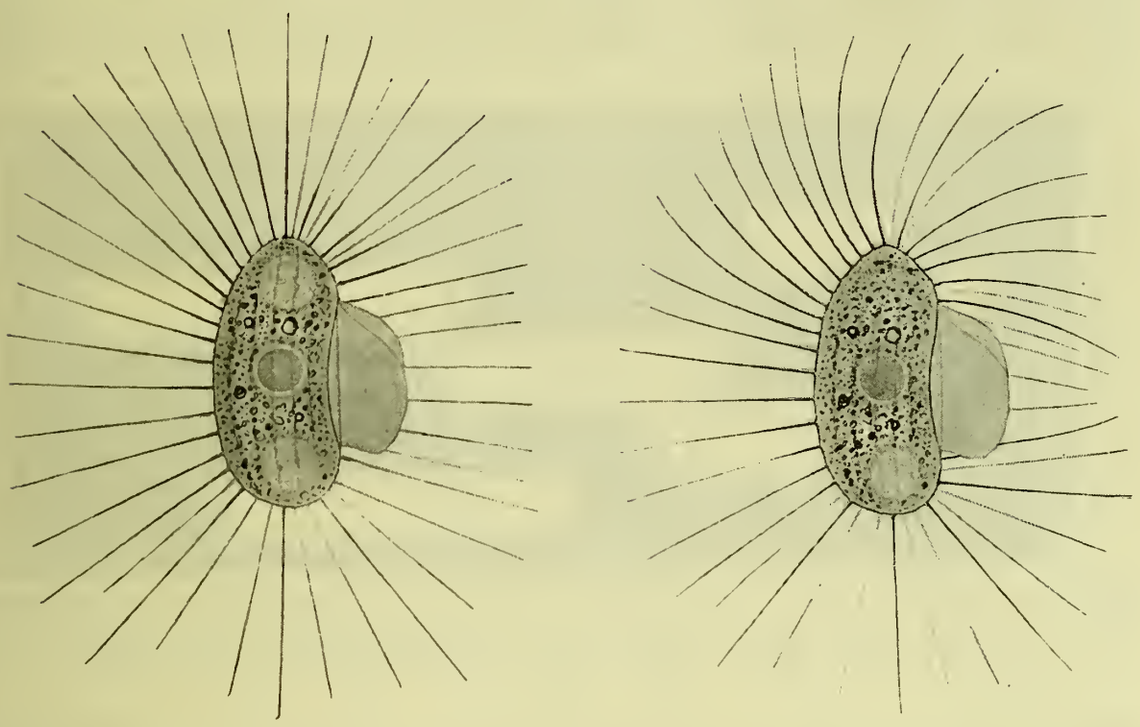
Über die erregenden Wirkungen des Lichtes auf den Formwechsel sind, abgesehen von der Beeinflussung des Wachstums der Pflanzen, bisher noch keine augenfälligeren Erfahrungen bekannt geworden.

Dagegen kennen wir zahlreiche Wirkungen auf den Energiewechsel, vor allem auf die Bewegungserscheinungen.

Im Süfswasser einzelner Teiche und Pfützen, verborgen zwischen Schlamm und Sand, führt in mattem Dämmerlicht ein unbeholfenes Rhizopod sein träges Dasein, die amöbenähnliche Pelomyxa. Der klumpige, nackte, nicht selten fast 2 mm grofse Protoplasmakörper dieses merkwürdigen Wesens enthält neben einer grofsen Anzahl runder Zellkerne eine Fülle von kleinen Sandkörnchen und Schlammteilchen, so dafs er völlig undurchsichtig erscheint. Die Bewegungen der Pelomyxa sind genau die einer trägen Amöbe. Der klumpige Protoplasmatropfen läfst ab und zu hier und dort ein flaches, hyalines Pseudopodium über den dunklen Körperkontur meist ruckweise vorfliefsen, in das dann die Innenmasse mit ihren Kernen, Sandkörnchen etc. nachströmt. In der Regel bildet sich, wenn man das

[1]) Vergl. pag. 233.

Protist ungestört sich selbst überläfst, nach einiger Zeit wie bei Amoeba limax[1]) eine bestimmte Kriechrichtung heraus, so dafs das Protoplasma nur immer in einer Richtung vorfliefst, und der Körper dadurch eine langgestreckte Gestalt annimmt (Fig. 190 *A*). Wird aber die Pelomyxa beim Kriechen mechanisch durch Erschütterung oder chemisch durch Zusatz von Salzlösungen oder thermisch durch Erwärmen gereizt, so kontrahiert sie sich sofort und nimmt, wie alle nackten Protoplasmamassen, Kugelform an (Fig. 190 *B*). An diesem originellen Wesen konnte Engelmann[2]) eine ausgesprochene Lichtreizbarkeit feststellen, und zwar zeigte sich, dafs, wenn die Pelomyxa im Dunkeln ungestört in ihrer langgestreckten Form träge dahinkroch, eine plötzliche Belichtung denselben Reizerfolg hatte, wie wir ihn eben von der chemischen, mechanischen und thermischen Reizung kennen lernten. Der Protoplasmakörper kontrahierte sich



A *B*

Fig. 191. Pleuronema chrysalis. *A* Ungereizt, still liegend, *B* gereizt, im Begriff, durch Wimperschlag zu springen.

plötzlich zur Kugel, und alle Bewegung hörte auf, um aber bei Verdunkelung alsbald wieder einzutreten. Langsamere Steigerung der Lichtintensität vom Dunkeln an hatte dagegen keinen deutlichen Einfluss. Ganz ähnlich verhalten sich auch die Protoplasmamassen mancher Myxomyceten, die ebenfalls auf Lichtreizung Kontraktionserscheinungen beobachten lassen.

Engelmann, der sich viele Verdienste um die Physiologie der einzelligen Organismen erworben hat, entdeckte auch ein eigentümliches Bakterium, das sich als aufserordentlich empfänglich für Lichtreize erwies. Dieses Bakterium, das Engelmann[3]) Bacterium

[1]) Vergl. pag. 422 Fig. 188 A.

[2]) Engelmann: „Über Reizung kontraktilen Protoplasmas durch plötzliche Beleuchtung.“ In Pflügers Arch. Bd. 19, 1879.

[3]) Engelmann: „Bacterium photometricum. Ein Beitrag zur vergleichenden Physiologie des Licht- und Farbensinns.“ In Pflügers Arch. Bd. 30.

photometricum nannte, bewegt sich durch den Schlag des Geifselfadens, den die Enden jedes beweglichen Bakterienkörpers tragen, lebhaft im Wassertropfen umher. Allein diese Bewegung dauert nur so lange, als das Bakterium der Einwirkung des Lichtes ausgesetzt ist. Wird es dagegen ins Dunkle gebracht, so hört allmählich die Bewegung auf, und das Bakterium bleibt still liegen. Sobald aber wieder Licht einwirkt, beginnt die Bewegung der Bakterien von neuem, und zwar konnte Engelmann mittels eines Spektralapparats feststellen, dafs es die Strahlen des Orange- und des Ultrarots sind, welche besonders diese erregende Wirkung auf die Bewegung der Bakterien ausüben.

Auch unter den Wimper-Infusorien, die sich im allgemeinen bisher als nicht lichtreizbar gezeigt haben, finden sich vereinzelte Vertreter, deren Wimperbewegung durch Lichtreize erregt wird. Wir lernten schon bei anderer Gelegenheit[1]) Pleuronema chrysalis kennen, das in ungestörtem Zustande still im Wasser liegt, ohne seine

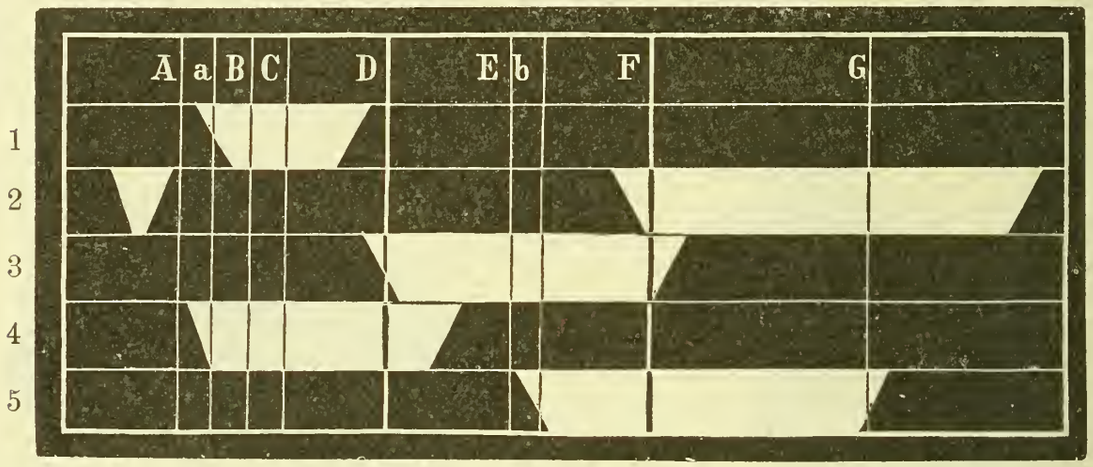


Fig. 192. Spektra von verschiedenen Medien. 1 Spektrum eines roten Glases, 2 Spektrum eines Kobaltglases, 3 Spektrum eines grünen Glases, 4 Spektrum einer Kalibichromatlösung, 5 Spektrum einer Kupferoxyd-Ammoniaklösung.

langen Sprungwimpern zu bewegen, und nur von Zeit zu Zeit durch einen plötzlichen Schlag derselben einen schnellen Sprung ausführt. Wenn diese kleinen Infusorien, die man in der Regel in gröfserer Menge zusammen beobachtet, an einer Stelle auf dem Objektträger still liegen, so kann man schon bei gewöhnlichem Tageslicht durch Wegnahme der Blende des Mikroskops eine Sprungbewegung auslösen, die sich öfter wiederholt, wenn die Blende nicht wieder eingeschoben wird[2]). Wie eine Herde aufgeregter Flöhe springen diese Wimperzellen wild durcheinander, bis sie wieder beschattet werden. Dabei tritt die Schlagbewegung der Wimpern nicht unmittelbar im Momente ein, wo das Licht plötzlich auffällt, sondern erst nach einem Stadium latenter Reizung, das etwa 1—2 Sekunden dauert. Durch Einschalten von farbigen Gläsern und Flüssigkeiten zwischen Lichtquelle und Objekttisch des Mikroskops, und zwar von solchen, deren Durchlässigkeit für Strahlen ganz bestimmter Wellenlänge spektroskopisch vorher festgestellt worden ist (Fig. 192), kann man sich leicht überzeugen,

[1]) Vergl. pag. 410.

[2]) Verworn: „Psycho-physiologische Protistenstudien. Experimentelle Untersuchungen.“ Nachschrift. Jena 1889.

dafs es nicht etwa eine Wärmewirkung des Lichtes ist, welche in dieser Sprungbewegung zum Ausdruck kommt, sondern dafs es gerade die Strahlen des blauen und violetten Lichtes, also die thermisch am wenigsten wirksamen Strahlen, sind, welche diese Reizwirkung am stärksten hervorrufen. Auch durch Wärmestrahlen freilich kann man dieselbe Wirkung erzielen, aber dann reicht nicht das gewöhnliche Tageslicht dazu aus, sondern es bedarf Sonnenlichtes von gröfserer Wirksamkeit, wie man es nur durch Konzentration direkten Sonnenlichtes mittels eines Hohlspiegels erhalten kann, um die Sprungbewegung auszulösen.

Von der Bewegung der quergestreiften Muskeln ist bisher kein Fall bekannt geworden, in dem sich eine Beeinflussung durch Licht mit Sicherheit ergeben hätte. Dagegen hat Steinach[1]) vor einiger Zeit gezeigt, dafs gewisse glatte Muskelfasern durch Lichtreize zur Kontraktion gebracht werden können. Der Sphincter iridis bei Fischen und Amphibien, ein Muskel, welcher die Pupille des Auges durch seine Kontraktion verengert, ist, wie Steinach fand, zusammengesetzt aus glatten Muskelfasern, die ein braunes Pigment enthalten. Die glatten Muskelfasern werden durch Licht direkt ohne Vermittlung des Zentralnervensystems erregt, wie daraus hervorgeht, dafs selbst der herausgeschnittene Muskel noch durch Beleuchtung zur Zusammenziehung veranlafst werden kann.

Ebenso, wie die Kontraktionsbewegungen in manchen Fällen durch den Lichtreiz erregt werden, kann auch die eigentümliche Bewegung der Diatomeen in gewissem Sinne vom Lichte beeinflufst werden. Wie Engelmann[2]) gefunden hat, hören die eigentümlichen Bewegungen der Diatomeen auf, wenn man sie unter Sauerstoffabschlufs in einem dunklen Raum aufstellt. Sie beginnen aber alsbald wieder, wenn man Licht auf sie einwirken läfst. Diese Erscheinung ist, wie Engelmann zeigte, nämlich darauf zurückzuführen, dafs unter Sauerstoffabschlufs der zur Bewegung der Diatomeen nötige Sauerstoff bald verbraucht wird. Befinden sich diese Algenzellen aber im Dunkeln, so stellen sie alsbald ihre Bewegungen ein; werden sie dagegen ins Licht gebracht, so spalten sie mittels ihres dem Chlorophyll verwandten gelben Farbstoffs Kohlensäure und produzieren sich auf diese Weise den Sauerstoff, den sie zur Bewegung nötig haben, selbst, so dafs sie ihre Bewegungen von neuem wieder aufnehmen können.

b. Lähmungserscheinungen.

Sind schon die erregenden Wirkungen des Lichtes, wenigstens bei der unter gewöhnlichen Verhältnissen an unserer Erdoberfläche vorhandenen Intensität, nach unseren bisherigen Erfahrungen durchaus nicht allgemein bei aller lebendigen Substanz verbreitet, so sind die lähmenden Wirkungen der Lichtstrahlen noch ungemein viel seltener. Ja, die wenigen Lähmungserscheinungen des Lichtes, die bekannt geworden sind, müssen sogar auch noch mit grofser Vorsicht als solche aufgenommen werden, denn da sie bisher wenig untersucht worden sind, ist ihre Deutung als Lichtlähmungserscheinungen recht zweifelhaft.

---

[1]) E. Steinach: „Untersuchungen zur vergleichenden Physiologie der Iris.“ In Pflügers Arch. Bd. 52, 1892.

[2]) Engelmann: „Über Licht- und Farbenperzeption niederster Organismen.“ In Pflügers Arch. Bd. 29.

Man könnte z. B. die Erscheinung, dafs das Wachstum der Pflanzen im Licht ein geringeres ist als im Dunkeln, für eine Lähmungserscheinung halten; man könnte sich vorstellen, dafs das Licht direkt gewisse Stoffwechselprozesse, welche zum Wachstum notwendig sind, herabsetzt. Allein das Wachstum der Pflanzen ist eine sehr komplizierte Erscheinung, bei der viele verschiedene Faktoren eine Rolle spielen, und wie bereits Sachs[1]) hervorgehoben hat, ist es zur Zeit noch nicht möglich, zu beurteilen, wie weit das Licht als solches in das Zustandekommen dieses Erscheinungskomplexes eingreift.

Eine andere Lähmungswirkung des Lichtes könnte man in seinem Einflufs auf die Lichtproduktion mancher leuchtender Seetiere suchen. Es ist nämlich mehrfach die Angabe gemacht worden, dafs pelagische Tiere, wie Ktenophoren, Siphonophoren etc., aus dem Hellen ins Dunkle gebracht, nicht leuchten und erst, nachdem sie einige Zeit im Dunkeln gestanden haben, durch Reize zu einer anfangs schwachen, später stärkeren Lichtentwicklung veranlafst werden können. Die Lichtproduktionsfähigkeit dieser Organismen scheint also durch Lichteinwirkung gelähmt zu werden, und da sich auch die einzelligen Noktiluken ebenso verhalten sollen, so dürften wir nicht annehmen, dafs es sich um eine sekundäre Wirkung des Lichtes handelt, die erst durch Sinnesorgane und Zentralnervensystem vermittelt würde. Allein auch dieser Fall einer lähmenden Wirkung des Lichtes ist noch recht unsicher, da die fragliche Erscheinung zwar von mehreren Autoren beobachtet, aber bisher noch niemals untersucht worden ist.

Da viel mehr überhaupt nicht von lähmenden Wirkungen des Lichtes bekannt sein dürfte, so mufs einstweilen die Frage, ob das Licht überhaupt Lähmungserscheinungen hervorzurufen im stande ist, noch in der Schwebe bleiben.

* * *

Im Anschlufs an die Wirkungen der Lichtreizung mögen schliefslich noch die Erscheinungen Erwähnung finden, welche in neuerer Zeit bei Einwirkung der unsichtbaren Röntgenschen Strahlen auf Organismen beobachtet worden sind. Es hat sich seit der Entdeckung dieser Strahlenarten eine ganze Reihe von Angaben über ihre Wirkung auf Organismen angehäuft, die aber zum grofsen Teil mit vorsichtiger Kritik aufzunehmen sind. Es sollen daher hier nur einige der zuverlässigeren Beobachtungen angeführt werden.

So hat z. B. Rieder[2]) gröfsere Versuchsreihen mit Reinkulturen von verschiedenen Bakterienarten in der Weise angestellt, dafs er die Plattenkulturen mit Hilfe eines durchbohrten Bleischirms einer partiellen Bestrahlung durch Röntgensche Strahlen aussetzte. Dabei fand er, dafs z. B. Kolonien von Cholera- und Tuberkelbazillen schon nach einer Expositionsdauer von kaum einer Stunde zu Grunde gegangen

---

[1]) Julius Sachs: „Über den Einflufs der Lufttemperatur und des Tageslichts auf die stündlichen und täglichen Änderungen des Längenwachstums der Internodien.“ In Arb. d. bot. Inst. in Würzburg Bd. 1.

[2]) H. Rieder: „Wirkung der Röntgenstrahlen auf Bakterien.“ In Münchener med. Wochenschrift 1898.

waren, während die Kolonien an den nicht exponierten Stellen der Platte weiter wuchsen.

An Pflanzenzellen stellte Lopriore[1]) Versuche mit Röntgenschen Strahlen an, bei denen sich ergab, dafs die Protoplasmabewegung in den Zellen der Vallisneria anfangs beschleunigt wird. Bei längerer Exposition machten sich indessen Veränderungen in der Struktur des Protoplasmas bemerkbar, indem dasselbe körniger und vakuolenreicher wurde, während die Chlorophyllkörper ihre grüne Farbe verloren.

Ferner hat vor kurzem Schaudinn[2]) an einer gröfseren Anzahl von Rhizopoden- und Infusorienformen die Wirkung der Röntgenschen Strahlen studiert und gefunden, dafs dieselben auf die verschiedenen Formen in ganz verschiedenem Grade wirksam sind. Während bei manchen Rhizopoden, wie z. B. Labyrinthula und Hyalopus, selbst bei 14stündiger Expositionsdauer keinerlei Wirkung zu beobachten war, reagierten andere, wie z. B. Amoeba princeps, Pelomyxa palustris, Difflugia pyriformis, Polystomella, Actinosphaerium etc. nach kürzerer oder längerer Exposition dadurch, dafs sie ihre Pseudopodien einzogen und schliefslich in totaler Kontraktion abstarben. Bei manchen flagellaten und ziliaten Infusorien wurde die Bewegung der Geifseln und Wimpern allmählich gelähmt, bis sie abstarben. Spirostomum ambiguum blieb dabei vollkommen ausgestreckt und starb ohne Kontraktion seiner Myoïdfäden, während es bei Einwirkung anderer Reize gewöhnlich sofort heftige Kontraktionserscheinungen zeigt. Vermutlich ist das Ausbleiben derselben bei der Bestrahlung mit Röntgenschen Strahlen auf die aufserordentlich langsam sich entwickelnde Wirkung zurückzuführen. Endlich haben Joseph und Prowazek[3]) jüngst Versuche mit kurzdauernder Einwirkung von Röntgen-Strahlen auf verschiedene Organismen angestellt und dabei gefunden, dafs manche freibeweglichen Organismen wie Paramaecium und Daphnia sich von der Einfallsrichtung der Röntgen-Strahlen fortbewegen. Auch konnten sie eine Lähmung resp. Schädigung der Funktionen des Protoplasmas in den Zellen feststellen, wie z. B. die Strömung des Protoplasmas in Pflanzenzellen, der Frequenz der Vakuolenpulsationen in Infusorienzellen etc. Im allgemeinen gingen bei ihrer kurzen Einwirkungsdauer der Strahlen die Schädigungen nach Abstellung der Röntgen-Strahlen wieder zurück.

Ein genaueres Studium der Frage, wieweit die Röntgenschen Strahlen erregend oder lähmend wirken, welche Rolle ihre Intensität spielt, ob sie bei starker Intensität auf alle lebendige Substanz wirksam sind u. s. f., bleibt indessen der Zukunft vorbehalten.

5. Die Wirkungen elektrischer Reizung.

Der elektrische Reiz steht den anderen Reizqualitäten in mancher Beziehung eigenartig gegenüber. Einerseits kommt der elektrische

---

[1]) Lopriore: „Azione dei raggi X sul protoplasma della cellula vegetale vivente.“ In Nuova Rassegn. Catania 1897.

[2]) Schaudinn: „Über den Einfluſs der Röntgenstrahlen auf Protozoën.“ In Pflügers Arch. Bd. 77, 1899.

[3]) H. Joseph u. S. Prowazek: „Versuche über die Einwirkung von Röntgenstrahlen auf einige Organismen, besonders auf deren Plasmatätigkeit.“ In Verworns Zeitschr. f. allgem. Physiologie Bd. I pag. 142, 1902.

Reiz wohl in der freien Natur nur in Ausnahmefällen mit den lebendigen Organismen in Berührung, was sonst nur noch von manchen chemischen Reizen gilt. Andererseits aber besitzt er mancherlei Eigenschaften, die seine Anwendung auf die lebendige Substanz ganz besonders leicht und bequem gestalten. Der elektrische Reiz läfst sich so bequem wie kein anderer in seiner Intensität abstufen, mit einer Feinheit, die den höchsten Anforderungen entspricht. Ferner läfst er sich zeitlich auf jede beliebige Weise in seiner Anwendung begrenzen. Diese grofsen Vorzüge, die mit der genial entwickelten elektrischen Reizmethodik ihre höchste praktische Bedeutung erlangt haben, sind die Ursache geworden, dafs man in der speziellen Physiologie der Wirbeltiere überall, wo es sich um die Untersuchung von Reizwirkungen auf bestimmte Organe handelt, fast ausschliefslich den elektrischen Reiz verwendet. So ist in der speziellen Physiologie der Wirbeltiere der elektrische Reiz zum Reiz „par excellence", zum alleinherrschenden Reiz geworden.

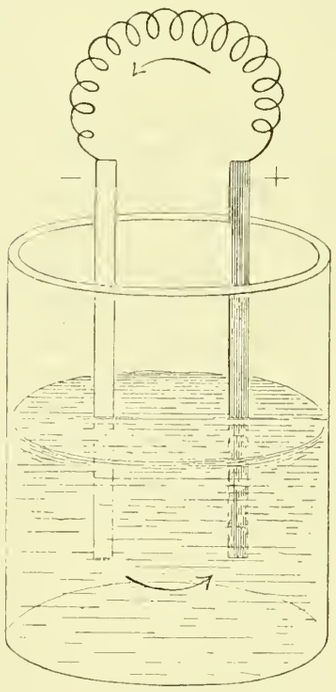


Fig. 193. Galvanisches Element. Der freie Zinkpol (−) ist mit dem freien Kupferpol (+) durch einen Draht verbunden, so dafs ein Stromkreis entsteht, in dem die Richtung des Stromes durch die Pfeile angegeben ist.

Von den verschiedenen Methoden, Elektrizität zu erzeugen (Reibung, Influenz, Berührung, Induktion), wenden wir zu Reizzwecken in der Physiologie ausschliefslich den durch Berührung oder Induktion gewonnenen galvanischen Strom an, weil dieser durch seine Konstanz und Zuverlässigkeit, durch seine bequeme Handhabung und Anwendbarkeit, durch seine feine Abstufbarkeit an Intensität und Dauer die gröfsten Vorteile bietet. Da die Methodik der galvanischen Reizung sich aber bis zu einer überaus grofsen Feinheit entwickelt hat, wird es zweckmäfsig sein, erst kurz auf einige der wichtigsten Apparate einzugehen.

Wie wir bereits a. a. O.[1]) sahen, entsteht eine galvanische Spannung, wenn wir zwei Streifen von verschiedenartigen Metallen oder gewissen anderen Körpern mit je einem Ende in eine schwach angesäuerte Flüssigkeit eintauchen. Haben wir z. B. einen Streifen von Kupfer und einen Streifen von Zink, die mit ihren unteren Enden in ein Gefäfs mit verdünnter Schwefelsäure tauchen, während die oberen Enden frei in die Luft ragen, so haben wir die primitivste Form eines galvanischen Elements (Fig. 193), in welchem zwischen den freien Enden des Zinks und Kupfers eine Spannung besteht in der Weise, dafs sich das freie Kupferende elektrisch positiv, das freie Zinkende elektrisch negativ verhält. Verbinden wir die beiden freien Metallenden durch einen metallischen Leiter, z. B. einen Draht, so kann sich im Moment, wo diese Verbindung hergestellt wird, die elektrische Spannung ausgleichen. Da sie aber an der Berührungsstelle der Metalle mit der Flüssigkeit immer wieder von

[1]) Vergl. pag. 281.

neuem entsteht, so resultiert auf diese Weise eine kontinuierliche Ausgleichung der Spannung, die wir als einen konstanten galvanischen Strom bezeichnen. Die Kontinuität von Kupfer, Draht, Zink, Flüssigkeit, Kupfer bildet gewissermafsen einen geschlossenen Kreis, in dem der Strom fliefst. Dieser galvanische Strom hat immer die gleiche Richtung; er fliefst, wenn wir die aufserhalb der Flüssigkeit befindlichen Enden der Metalle ins Auge fassen, vom Kupfer, dem positiven Pole, durch den Draht zum Zink, dem negativen Pole. In der Flüssigkeit selbstverständlich umgekehrt: vom Zink durch die Flüssigkeit wieder zum Kupfer zurück. Da wir aber konventionell immer die aufserhalb der Flüssigkeit befindlichen Pole als positiven und negativen Pol bezeichnen, so ist jeder Irrtum ausgeschlossen: das Kupfer ist der positive, das Zink der negative Pol, oder, wie wir, um die Stromesrichtung im Namen zum Ausdruck zu bringen, auch sagen, das Kupfer (+) ist die Anode, das Zink (—) die Kathode.

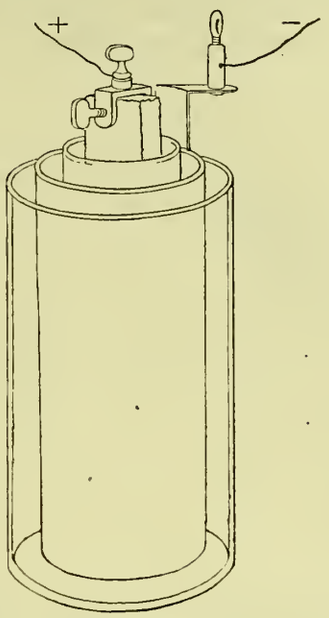


Fig. 194. Bunsensches Element. Die Kohleplatte (+) steht in einem Tonzylinder mit konzentrierter Salpetersäure. Die zylindrische Zinkplatte (—) umgibt den Tonzylinder und steht in einem Gefäfs mit verdünnter Schwefelsäure.

Diese Form des primitiven galvanischen Elements, wie sie z. B. in geringer Modifikation dem sehr starken Chromsäuretauchelement zu Grunde liegt, bei dem Kohle und Zink in verdünnte Chromsäure tauchen, diese Form hat sich für manche Zwecke als unbrauchbar herausgestellt. Wenn man nämlich den Stromkreis lange Zeit geschlossen läfst, d. h. die metallische Verbindung zwischen beiden Metallenden lange Zeit nicht unterbricht oder, wie man sagt: den Strom nicht „öffnet", so findet man, dafs er nach längerer Zeit nicht mehr so stark ist als anfangs. Das beruht darauf, dafs sich an den beiden in der Flüssigkeit befindlichen Metallenden durch elektrolytische Zersetzung gewisse Stoffe, sogenannte Polarisationsprodukte, gebildet und angehäuft haben, die nun ihrerseits durch Berührung mit der Flüssigkeit zur Entstehung eines galvanischen Stromes Anlafs geben, der dem ursprünglichen Strome entgegengesetzt ist, ihn also allmählich mehr und mehr schwächt. Um die Entstehung dieses „Polarisationsstromes" zu verhindern und so den ursprünglichen Strom auf möglichst konstanter Intensität zu erhalten, hat man den Ausweg gefunden, dafs man beide Metalle in verschiedene Flüssigkeiten taucht, die durch eine poröse Tonscheidewand voneinandergetrennt und so beschaffen sind, dafs sie die sich bildenden Polarisationsprodukte im Moment ihrer Entstehung gleich wieder unwirksam machen. So kann sich kein Polarisationsstrom entwickeln, und die elektromotorische Kraft des Elements bleibt konstant. Solche „konstante Elemente" sind in verschiedenen Formen im Gebrauch. Die bekanntesten und in der Physiologie am meisten benutzten sind die von Daniell, bei denen Zink in verdünnte Schwefelsäure und Kupfer in konzentrierte Kupfersulfatlösung taucht, ferner die von Bunsen (Fig. 194), bei denen Zink in verdünnte Schwefelsäure und Kohle (die das Kupfer vertritt) in konzentrierte Salpetersäure taucht,

und schliefslich die von Grove, bei denen Zink in verdünnte Schwefelsäure und Platin (statt des Kupfers) in konzentrierte Salpetersäure taucht. Der freie Zinkpol ist bei allen die Kathode.

In diesen galvanischen Elementen besitzen wir nunmehr Elektrizitätsquellen, von denen wir jeden Augenblick einen galvanischen Strom in bequemster Weise ableiten können, wohin wir ihn haben wollen. Um irgend ein lebendiges Objekt, etwa ein Nervmuskelpräparat vom Frosch, galvanisch zu reizen, brauchen wir daher nur den Draht, welcher die beiden Metalle eines Elements verbindet, zu durchschneiden und zwischen seine Enden das Präparat einzuschalten; dann fliefst der Strom durch das Präparat (Fig. 193 *I*). Um aber bequem jeden Augenblick den Stromkreis unterbrechen und wieder schliefsen und so die Einwirkung des Reizes auf das Präparat willkürlich beherrschen zu können, schalten wir in den einen Draht noch einen sogenannten „Stromschlüssel“ ein. Dieser besteht aus einem

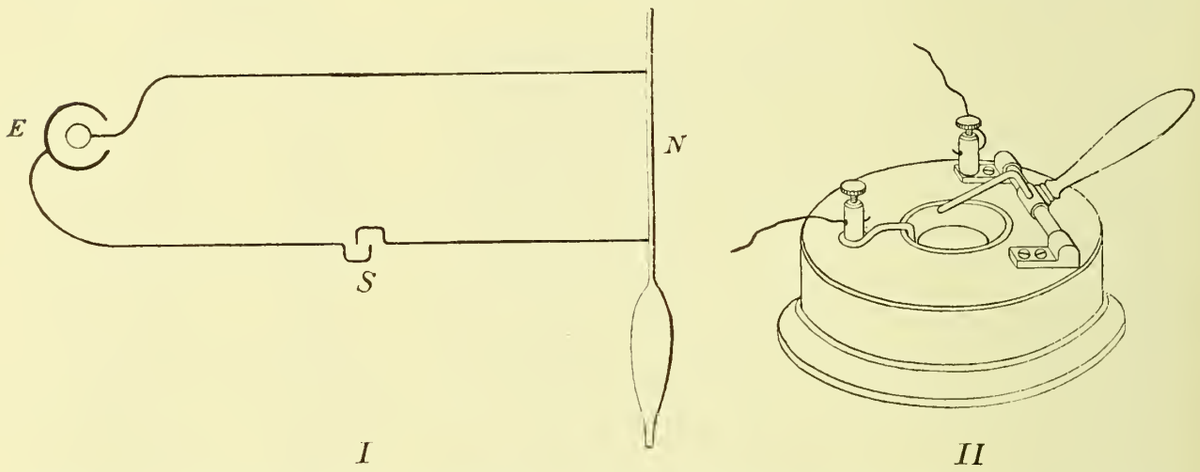


Fig. 195. *I* Stromkreis, abgeleitet von dem Element *E* zu dem Nerven *N* eines Nervmuskelpräparates. Im Stromkreis befindet sich der Schlüssel *S*. *II* Quecksilberschlüssel.

in isolierenden Hartgummi eingelassenen Quecksilbernäpfchen, in welches das eine Drahtende eintaucht, während das andere mit einem kleinen Hebel in metallischer Verbindung steht, den man beliebig jeden Augenblick in das Quecksilber tauchen oder herausheben kann, so dafs die metallische Leitung jeden Augenblick hergestellt und wieder unterbrochen oder, mit anderen Worten, der Strom geschlossen und geöffnet werden kann (Fig. 195 *II*).

Wenn man länger einwirkende Ströme auf ein Präparat anwendet, so darf man nicht die Metalldrähte selbst als Elektroden an den Nerven oder Muskel etc. anlegen, da sonst an der Berührungsstelle des Metalls mit dem Präparat, das ja einen feuchten Leiter vorstellt, wieder Anlafs zur Entstehung von Polarisationsströmen gegeben wäre, die das Präparat selbst reizen und so den Versuch stören würden. Um diesen Übelstand zu vermeiden, hat man daher sogenannte „unpolarisierbare Elektroden“ konstruiert, die an der Berührungsstelle mit dem Präparat keinen Polarisationsstrom entstehen lassen[1]). Diese unpolarisierbaren Elektroden bestehen in ihrer bequemsten Form je aus einer kurzen Glasröhre, die unten mit einem Pfropfen

[1]) Vergl. pag. 284.

von plastischem Ton verschlossen ist, in welchem ein kurzer, weicher Pinsel steckt, während das Lumen der Röhre mit einer konzentrierten Zinksulfatlösung gefüllt ist, in welche ein mit dem Zuleitungsdraht verbundener Zinkstab eintaucht (Fig. 196). Diese Elektroden stecken in verstellbaren Stativen und können ungemein leicht gehandhabt und an das Präparat mit ihren spitzen Pinseln angelegt werden.

Nachdem wir in den galvanischen Elementen eine zuverlässige Quelle von Elektrizität kennen gelernt haben, handelt es sich nunmehr darum, die Intensität des galvanischen Stromes beliebig fein abzustufen. Zu diesem Zwecke müssen wir das Grundgesetz, welches die Intensitätsverhältnisse der Elektrizität formuliert, etwas näher ins Auge fassen. Es ist das Ohmsche Gesetz, welches sagt, daſs

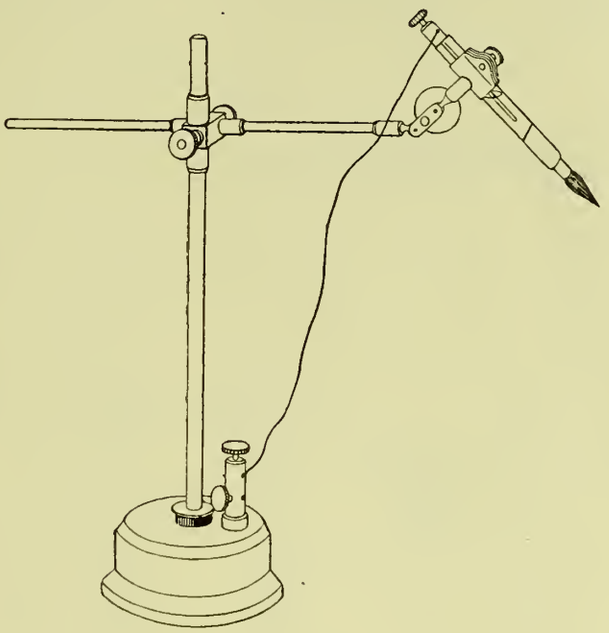


Fig. 196. Eine unpolarisierbare Elektrode. In einem beweglichen Stativ steckt eine Glasröhre, die mit einem Tonpfropfen verschlossen und mit konzentrierter Zinksulfatlösung gefüllt ist. In dem Tonpfropfen steckt ein feuchter Pinsel, und in die Lösung ragt ein Zinkstab, zu dem der Draht geleitet wird. Über die Pinsel zweier solcher Elektroden wird der Nerv des Präparats gelegt.

die Intensität eines Stromes proportional ist der elektromotorischen Kraft der Stromquelle und umgekehrt proportional den Widerständen: $I = \frac{E}{W}$.

Die elektromotorische Kraft hängt ab von der Art und der Zahl der Elemente. Manche Elemente haben nur geringe elektromotorische Spannung, andere sehr hohe, und koppelt man zwei oder mehrere Elemente aneinander, so kann man einen Strom von beträchtlicher Stärke erhalten. Nach dem Ohmschen Gesetz wird also das Hauptmittel, um die Intensität I eines Stromes zu steigern oder zu schwächen, darin liegen, daſs man die Zahl der Elemente vermehrt oder verringert, denn dadurch wird die elektromotorische Kraft E vergröſsert oder vermindert. Aber diese Abstufung durch die Veränderung der elektromotorischen Kraft ist eine sehr rohe und läſst keine feineren Intensitätsänderungen zu. Deshalb benutzen wir, wo es sich um feinere Abstufungen der Intensität handelt, den zweiten Faktor, von dem, wie das Ohmsche Gesetz sagt, die Intensität abhängig ist: das sind die Widerstände W. Die Widerstände sind von zweierlei Art: einerseits innere Widerstände, d. h. Widerstände, die im Element selbst durch die Flüssigkeit etc. gegeben sind, denn die

Flüssigkeit ist ein feuchter und daher schlechter Elektrizitätsleiter; anderseits äufsere Widerstände, die in der Art, der Länge und dem Querschnitt der Leitung aufserhalb des Elements gelegen sind. Die letzteren sind es hauptsächlich, welche wir in feinster Weise abstufen können.

Gute Leiter sind die Metalle; deshalb wählen wir zu unseren Leitungen aufserhalb des Elements immer Metalldrähte, am besten Kupferdrähte. Ihr Widerstand ist um so geringer, je kürzer die Leitung und je gröfser ihr Querschnitt ist. Um den Widerstand zu erhöhen und dadurch die Intensität des Stromes zu schwächen, haben wir also ein sehr feines und leicht abstufbares Mittel in der Hand: wir verlängern die Drahtleitung und nehmen Drähte von recht geringem Querschnitt.

Auf diesen Tatsachen basiert ein Prinzip, das bei den Apparaten, welche zur Abstufung der Stromesintensität konstruiert worden sind,

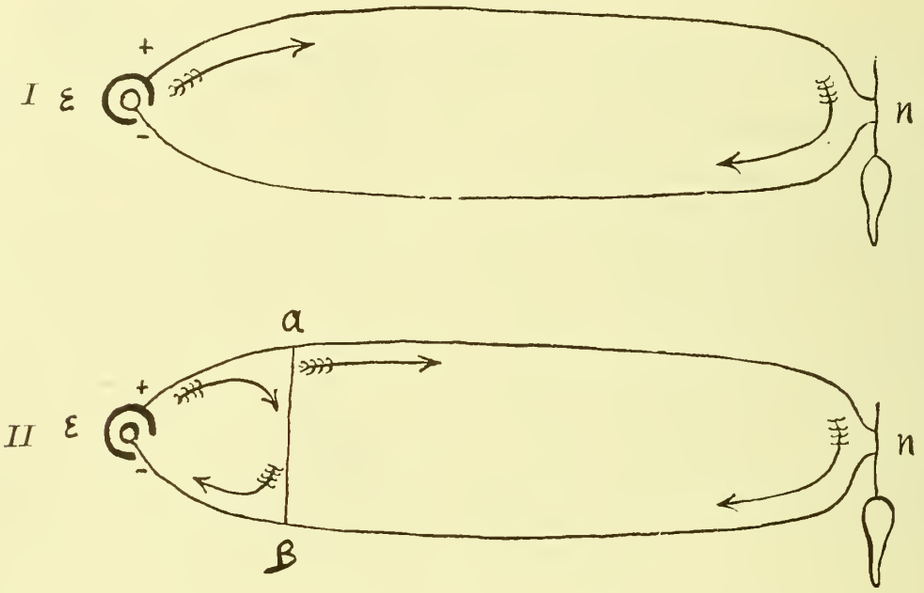


Fig. 197. Prinzip der Nebenschliefsung. *I* Ein einfacher Stromkreis, *II* Stromkreis mit Nebenschliefsung. *E* Element, *N* Nervmuskelpräparat, *A B* Nebenschliefsung.

allgemein zur Verwendung kommt: das ist das Prinzip der Nebenschliefsung. Leiten wir z. B. von einem Element *E* (Fig. 197 *I*) durch Kupferdrähte einen Kreis ab zu einem Präparat *N*, so fliefst durch das Präparat, wenn es auch als feuchter Leiter einen beträchtlichen Widerstand gibt, doch ein galvanischer Strom von einer bestimmten Intensität, die sich leicht messen läfst. Bringen wir aber in diesem Stromkreise eine „Nebenschliefsung“ an, indem wir zwei gegenüberliegende Punkte der metallischen Leitung durch einen Querdraht verbinden, so wird dadurch von dem grofsen Stromkreis noch ein kleiner Kreis (*E A B*) abgezweigt, in dem die Widerstände bedeutend geringer sind als in dem grofsen Kreise, weil seine Leitung einerseits nur aus metallischen Leitern besteht und anderseits auch kürzer ist als in dem grofsen Kreise. Die Folge davon ist, wie das Ohmsche Gesetz ohne weiteres lehrt, dafs in dem grofsen Kreise nur noch ein Strom von verschwindend geringer Intensität kreist, der so schwach ist, dafs er unter Umständen gar keine Wirkung mehr auf das Präparat ausübt, während in dem kleinen Kreise ein Strom von beträchtlicher Intensität sich bewegt. Wir haben also zwei Extreme

der Intensität in dem grofsen Kreise, in dem sich das Präparat befindet; einmal bei unterbrochener Nebenschliefsung einen Strom von bemerkenswerter Intensität und das zweite Mal bei geschlossener Nebenschliefsung einen Strom von ganz verschwindend geringer Intensität. Zwischen diesen beiden Extremen können wir nun die Stromesintensität in der feinsten Weise abstufen, indem wir die Widerstände in der Nebenschliefsung successive vergröfsern, bis dieselben so grofs werden, dafs die Nebenschliefsung fast gar nicht mehr leitet. Dann geht wieder nahezu der ganze Strom durch den grofsen Kreis und das Präparat.

Dieses Prinzip der Nebenschliefsung hat Du Bois-Reymond benutzt zu seinem „Rheochord", einem Apparat, der dazu dient, die Intensität in dem Stromkreise eines Präparats durch Einschaltung von bestimmt abgemessenen Widerständen in eine Nebenschliefsung beliebig zu steigern. Als Widerstände sind dabei dünne Drähte von ganz bestimmter Länge benutzt, die nach und nach in die Nebenschliefsung eingeschaltet werden können. Der Apparat (Fig. 198) besteht nämlich in seinen wesentlichen Teilen aus einer dicken Messingleiste, die in bestimmten Abständen in ihrer Kontinuität unterbrochen ist, so dafs sie eigentlich eine Reihe selbständiger Metallklötze vorstellt, die aber alle durch Einfügen metallischer Verbindungsstücke wieder zu einer einzigen Leiste verbunden werden können. Jeder dieser Messingklötze steht ferner mit dem benachbarten Klotz durch einen sehr dünnen Draht von bestimmter Länge in Verbindung, und auf dem Draht, der die ersten beiden Metallklötze verbindet, kann ein metallischer Schieber hin und her geschoben werden, so dafs die leitende Drahtstrecke, welche die beiden ersten Messingklötze verbindet, durch Hinaufschieben des Schiebers verkürzt oder ganz ausgeschaltet werden kann. Dieser ganze Apparat wird als Nebenschliefsung in den Stromkreis eingeschaltet, in dem sich das Präparat befindet, in der Weise, dafs von der Stromquelle die beiden Poldrähte zu der Messingleiste und von dort zwei andere Drähte zum Präparat geleitet werden. Sind nun die Verbindungsstücke der Metallklötze sämtlich zwischen die Klötze eingefügt, so dafs die Messingleiste eine Kontinuität bildet, so haben wir denselben Fall wie in Fig. 197. Es geht also durch den kleinen Kreis ein starker Strom, weil hier wenig Widerstände sind, während durch den grofsen Kreis nur ein sehr schwacher Strom fliefst, da hier das Präparat einen beträchtlichen Widerstand bietet. Wir können nun aber mittels unseres Apparats in bequemster Weise den geringen Strom, der durch den Präparatkreis geht, verstärken, indem wir die Widerstände in dem Kreise der Nebenschliefsung erhöhen, und das erreichen wir, indem wir den

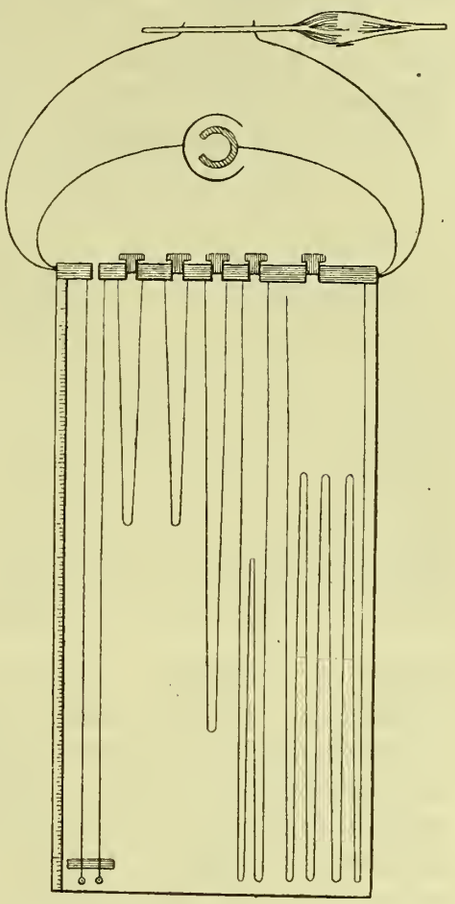


Fig. 198. Du Bois-Reymonds Rheochord.

Schieber zunächst immer weiter und weiter hinabschieben, so daſs der Strom eine immer gröſsere Strecke des ersten Rheochorddrahtes durchlaufen muſs, die an einer Skala zu messen ist. Dann aber können wir die Widerstände noch mehr verstärken, indem wir nach und nach auch noch die Verbindungsstücke zwischen den Metallklötzen herausnehmen. Die Folge davon ist, daſs der Strom ausschlieſslich in der Nebenschlieſsung die ganzen Reochorddrähte durchlaufen muſs, die bei ihrer Dünne und Länge einen ganz beträchtlichen Widerstand bilden. Je mehr aber die Widerstände im Kreise der Nebenschlieſsung wachsen, um so mehr steigt die Intensität des Stromes, der durch den Präparatkreis geht, und da die Widerstände genau abgemessen sind, so kann man auf diese Weise die Stromesintensität im Präparatkreise in der feinsten Weise abstufen.

Es bleibt nun schlieſslich noch übrig, Mittel kennen zu lernen, die es ermöglichen, einen Strom von momentaner Dauer auf ein Präparat einwirken zu lassen, und die es ferner gestatten, solche Ströme von momentaner Dauer in schneller, rhythmischer Aufeinander-

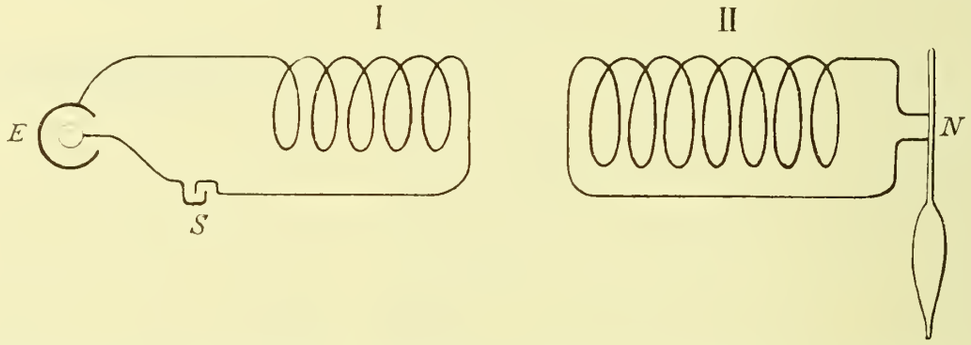


Fig. 199. Induktionsstrom. *I* Primäre Spirale. *E* Element, *S* Schlüssel, *II* Sekundäre Spirale. *N* Präparat.

folge zu erzeugen. Diese Mittel geben uns die Erscheinungen der Induktion an die Hand. Es ist dazu nur nötig, daſs wir uns die Gesetze der Induktionsströme kurz vergegenwärtigen. Haben wir eine Drahtspirale, in deren Nähe, aber ohne sie zu berühren, sich eine zweite Drahtspirale befindet, und lassen wir durch die erste, die sogenannte „primäre Spirale“, einen konstanten Strom flieſsen (Fig. 199), so entsteht im Moment der Schlieſsung dieses primären Stromes in der zweiten, der „sekundären Spirale“, ebenfalls ein Strom. Dieser „Induktionsstrom“ ist von ganz kurzer Dauer; er entsteht nur im Moment der Schlieſsung des primären Stromes, um sofort wieder zu verschwinden. Solange der primäre Strom durch die primäre Spirale flieſst, ist nicht der geringste Strom mehr in der sekundären Spirale vorhanden. Dagegen entsteht sofort wieder ein kurzer Induktionsstrom in der sekundären Spirale, sobald der primäre Strom geöffnet wird. Also nur im Moment der Schlieſsung und der Öffnung des primären Stromes entsteht ein Induktionsstrom. Der Schlieſsungs-Induktionsstrom ist aber in gewisser Beziehung ganz wesentlich von dem Öffnungs-Induktionsstrom unterschieden. Während der Schlieſsungs-Induktionsstrom die entgegengesetzte Richtung hat wie der primäre Strom, ist der Öffnungs-Induktionsstrom dem primären Strome gleich gerichtet. Diese Tatsache ist wichtig, denn sie erklärt uns gleichzeitig einen anderen Unterschied zwischen dem Schlieſsungs- und Öffnungsschlag. Wird nämlich der Strom in der primären Spirale

geschlossen, so induziert er bei seinem Entstehen nicht nur in der sekundären Spirale, sondern auch in den Windungen der eigenen Spirale einen entgegengesetzt gerichteten Strom, und dieser ihm entgegenlaufende „Extrastrom“ hemmt das Anschwellen des primären Stromes, bis letzterer die Höhe seiner Intensität erreicht hat, womit die Induktionswirkung aufhört. Das ist bei der Öffnung des primären Stromes aber anders, denn der Extrastrom, welcher bei der Öffnung des primären Stromes in den Windungen der primären Spirale entsteht, ist diesem gleich gerichtet. Daher macht sich auch in der sekundären Spirale ein wesentlicher Unterschied zwischen dem Induktionsschliefsungsschlag und dem Induktionsöffnungsschlag bemerkbar, insofern beim Schliefsungsschlag die elektrische Spannung wegen des langsameren Anschwellens des primären Stromes sich allmählicher ausgleicht als beim Öffnungsschlag, wo der Ausgleich ganz plötzlich erfolgt. Wo es sich daher darum handelt, einen ganz momentanen Strom auf ein lebendiges Objekt einwirken zu lassen, da werden wir ausschliefslich den Induktions-Öffnungsschlag verwenden. Abstufen läfst sich die Intensität der Induktionsschläge durch die Abstände, welche man zwischen primärer und sekundärer Spirale läfst. Bei gröfserem Abstand ist die Intensität geringer, bei

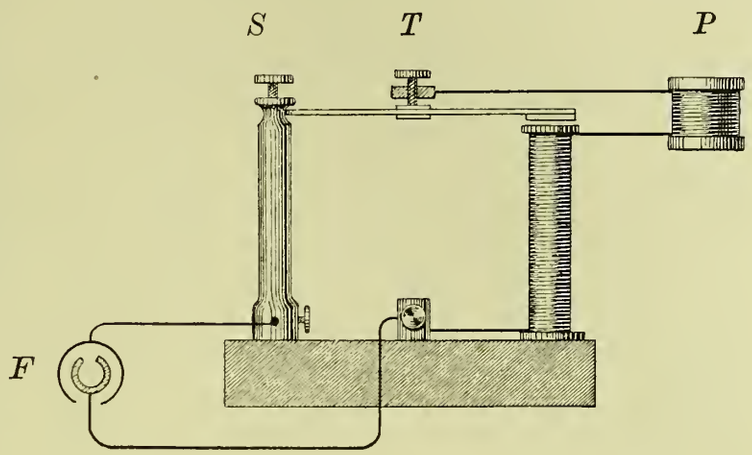


Fig. 200. Neefscher oder Wagnerscher Hammer.

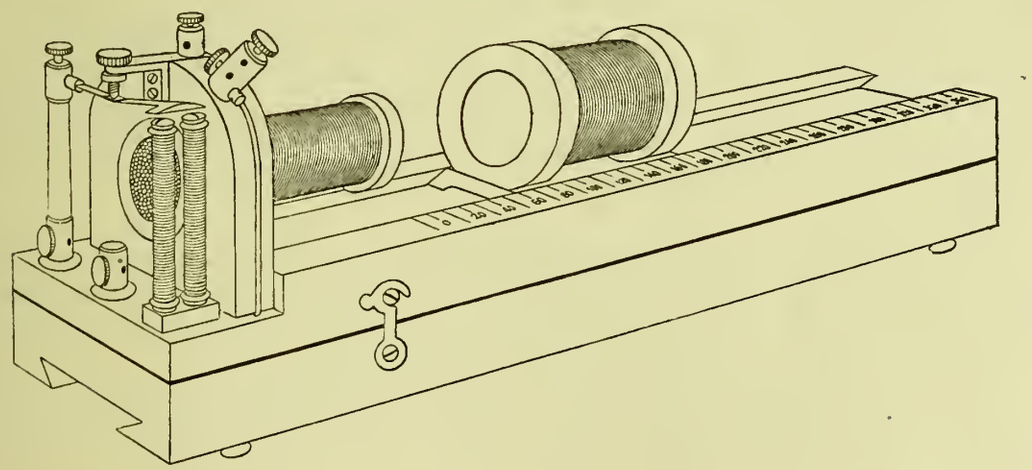


Fig. 201. Du Bois-Reymonds Schlitten-Induktorium.

kleinerem gröfser, am gröfsten aber, wenn man die sekundäre Drahtrolle, die man immer etwas gröfser wählt, über die primäre ganz hinüberschiebt.

Ein derartiger Apparat zur Erregung von Induktionsströmen ist das zum allernotwendigsten Handwerkszeug des Physiologen gehörige „Schlitten-Induktorium“ von Du Bois-Reymond. Dieser Apparat, der die sekundäre Drahtrolle auf einer schlittenartigen Bahn verschieben läfst (Fig. 201), ist gleichzeitig dazu eingerichtet, einzelne Induktions-

schläge schnell und rhythmisch hintereinander zu erzeugen. Die Vorrichtung, welche das ermöglicht, ist der Neefsche oder Wagnersche Hammer (Fig. 200) und beruht auf folgendem Prinzip. Bekanntlich hat der galvanische Strom die Eigentümlichkeit, ein Stück weichen Eisens, das er umfliefst, in einen Magneten zu verwandeln, solange er geschlossen bleibt. Wird der Strom geöffnet, so verschwindet der Magnetismus auch wieder aus dem weichen Eisen. Beim Neefschen Hammer haben wir nun eine Messingsäule *S*, welche eine gerade gestreckte Feder trägt. Diese Feder, an deren freiem Ende ein kleiner Hammer aus weichem Eisen befestigt ist, berührt in ihrer Ruhelage eine Stellschraube *T*, welche mit einem Draht *P* in Verbindung steht, der in Windungen um einen weichen, senkrecht unter dem Federhammer befindlichen Eisenstab herumläuft und in einer zweiten kleinen Messingsäule endigt. Die beiden Messingsäulen tragen Klemmschrauben, um die zuleitenden Drähte vom Elemente *E* her zu befestigen. Wird der galvanische Strom des Elements geschlossen, so geschieht folgendes. Der Strom tritt durch die Messingsäule *S* ein, geht durch die Feder, von hier aus in die Schraube *T*, dann weiter durch die Drahtrolle *P*, von hier um den Eisenstab herum und zur zweiten, kleineren Messingsäule, von wo er zum Element zurückkehrt. Die Folge davon ist, dafs der weiche Eisenstab magnetisch wird und den über ihm schwebenden Hammer anzieht. Dadurch wird der Kontakt der Feder mit der Schraube *T* aufgehoben. Durch die Aufhebung dieses Kontakts aber ist der Strom unterbrochen; folglich hört der Magnetismus in dem weichen Eisenstab auch wieder auf, und der Hammer schnellt vermöge der Federkraft der Feder wieder in die Höhe. Infolgedessen berührt die Feder wieder die Schraube *T*, und der Strom ist von neuem geschlossen. So wird durch diese sinnreiche Einrichtung, solange das Element eingeschaltet bleibt, der Strom fortwährend geschlossen und unterbrochen in schneller, rhythmischer Aufeinanderfolge. Beim Du Bois-Reymondschen Schlittenapparat (Fig. 201) ist ein derartiger Hammer in den primären Stromkreis eingeschaltet, und indem der Hammer spielt, bekommen wir bei jeder Öffnung und jeder Schliefsung im sekundären Kreise einen Induktionsschlag, so dafs eine schnelle Aufeinanderfolge von Induktionsschlägen entsteht, die es gestattet, ein Präparat in schnellem Rhythmus intermittierend zu reizen.

Wir verdanken die Konstruktion der meisten dieser Apparate allein Du Bois-Reymonds Erfindergabe, die uns eine Methodik geschaffen hat, welche in vielen Gebieten der Physiologie unentbehrlich geworden ist und unentbehrlich bleiben wird.

Gehen wir nach diesem Exkurs über die Technik der galvanischen Reizung zu den Wirkungen über, welche der galvanische Reiz auf die lebendige Substanz ausübt.

a. Erregungserscheinungen.

Es ist eine bemerkenswerte Tatsache, dafs die elektrische Reizung, obwohl sie in der Physiologie zu den gewöhnlichsten und alltäglichsten Handhabungen gehört, früher fast ausschliefslich auf die Nerven- und Muskelfaser und nur gelegentlich auch auf Pflanzenzellen und einzellige Organismen angewendet worden ist. Diese Erscheinung hängt eng mit der einseitigen Entwicklung unserer Wissenschaft als Organ-

physiologie der Wirbeltiere zusammen. Wenn man sich auf die Organe des hochentwickelten Tierkörpers beschränkt, dann ist es bei der Abhängigkeit fast aller Gewebe vom Nervensystem bei diesen Objekten sehr naheliegend und in vielen Fällen sogar unvermeidlich, die verschiedenen Gewebe nur indirekt durch die dazu gehörigen Nerven zu reizen, da man die Beteiligung der zwischen allen Gewebezellen ungemein verzweigten Nervenfasern bei der Reizung kaum ausschalten kann. Nur für den Muskel haben wir im Curare, jenem äufserst merkwürdigen Pfeilgift der mexikanischen Indianer, ein Mittel kennen gelernt, um ihn der Einwirkung des Nervensystems vollständig zu entziehen. Die Zellen der Drüsengewebe, der Schleimhäute, der Bindegewebe etc. dagegen sind von dem Einfluſs der sie versorgenden Nerven nicht zu befreien, und wenn wir daher einen elektrischen Strom auf sie einwirken lassen, so bekommen wir bei der viel höheren Erregbarkeit der Nervenfasern nie eine direkte Reizung der betreffenden Gewebezellen allein, sondern immer zugleich eine Reizung der Nervenfasern, die nun ihrerseits wieder ihre eigene Erregung auf die Drüsenzelle, Bindegewebezelle etc. übertragen. Um ein Gewebe durch Reizung in Tätigkeit zu versetzen, genügt es freilich und ist es sehr bequem, dasselbe indirekt durch den Nerven zu reizen; die Wirkungen einer direkten Reizung des Gewebes selbst aber lassen sich dabei nicht studieren. So kommt es, daſs es sich bei allen unzähligen elektrischen Reizversuchen am Wirbeltierkörper fast immer nur um Nerven- oder Muskelreizung gehandelt hat.

Dieser Umstand hat in der Physiologie zu mancherlei einseitigen Vorstellungen über die erregenden Wirkungen der galvanischen Reizung geführt. Indem man sich hauptsächlich auf die Reizung des Muskels, sei es direkt, sei es indirekt durch den Nerven, beschränkte, gewöhnte man sich daran, die Muskelzuckung als Ausdruck der Erregung im Muskel zu betrachten. Das war auch zweifellos richtig. Was aber nicht richtig war, das war der mehr oder weniger klare Gedanke, daſs nur da, wo eine Zuckung auftritt, auch eine Erregung bestehe, und daſs da, wo keine Kontraktion bestehe, auch keine Erregung vorhanden sei. Diese Auffassung hat sehr viele Irrtümer hervorgerufen, die zum Teil noch jetzt nicht beseitigt sind. So ist es eine Vorstellung, die noch heute von einem Teil der Physiologen vertreten wird, daſs nur die Intensitätsschwankungen des galvanischen Stromes, und auch diese nur, wenn sie mit einer gewissen Geschwindigkeit erfolgen, erregend wirken, d. h. daſs nur eine mit einer gewissen Geschwindigkeit sich vollziehende Steigerung oder Verminderung der Stromstärke Reizwirkungen erzeugt, daſs aber ein auf konstanter Intensität dauernd verharrender Strom, oder ein Strom, der nur sehr allmählich an Intensität zu- oder abnimmt, keine Erregung hervorruft. Man glaubte diesen Schluſs aus folgenden Tatsachen ziehen zu müssen.

Wenn man durch einen Muskel oder seinen zugehörigen Nerven einen konstanten Strom flieſsen läſst, so zuckt der Muskel nur im Moment der Schlieſsung, also in dem Moment, wo die Intensität des Stromes plötzlich anschwillt, um sich sofort wieder zu strecken und während der ganzen Dauer des Stromes gestreckt zu bleiben, bis er im Moment der Öffnung, wo die Intensität plötzlich abfällt, eine zweite Zuckung ausführt. Ferner, wenn man einen Strom von einer noch unwirksamen Stärke durch das Präparat flieſsen läſst und dann die Intensität des Stromes ganz allmählich steigert, so kann man auf

diese Weise das Präparat in einen Strom von ganz bedeutender Intensität „einschleichen“, wie man zu sagen pflegt, ohne dafs der Muskel die geringste Zuckung ausführt. Liefsen wir dagegen einen Strom von der gleichen Intensität plötzlich auf das Präparat einwirken, so wäre die Folge eine energische Zuckung bei der Schliefsung dieses Stromes. Ebenso bekommen wir bei der Einwirkung von Induktionsschlägen stets eine viel stärkere Zuckung bei Öffnungs-Induktionsschlägen, bei denen, wie wir sahen, sich die elektrische Spannung viel plötzlicher ausgleicht als bei Schliefsungsschlägen, bei denen der Ausgleich langsamer erfolgt. Diese und ähnliche Erscheinungen verführten zu der Vorstellung, dafs nur eine bestimmte Stromschwankungsgeschwindigkeit als Reiz wirke, nicht aber die Dauer eines konstant bleibenden Stromes, und es machte sich sogar die Neigung geltend, diese Vorstellung auch auf das Gebiet anderer Reizqualitäten zu übertragen. Dafs man in diesen Irrtum verfiel, ist begreiflich, da man als vorwiegendes Objekt für die Ableitung dieses Satzes die Erscheinungen am Muskel zur Verfügung hatte, an dem die Kontraktion den einzigen in die Augen fallenden Ausdruck der Erregung repräsentiert. Eine feinere Untersuchung hat freilich gezeigt, dafs auch der Muskel während der Dauer eines konstanten Stromes in einen eigentümlichen Zustand gerät, den Du Bois-Reymond als „Elektrotonus“ bezeichnet hat, und in dem die Erregbarkeit des Muskels in charakteristischer Weise verändert ist; auch weifs man längst, dafs bei Anwendung etwas stärkerer Ströme der Muskel nach der Schliefsung sich nicht vollständig wieder streckt, sondern in einer schwachen „Schliefsungs-Dauerkontraktion“ während der ganzen Dauer des Stromes verharrt; aber diese, sowie mancherlei andere Tatsachen, die dafür sprachen, dafs der Muskel in Erregung sein könne, ohne eine plötzliche Zuckung oder dauernde Kontraktion zu zeigen, wurden mit grofser Gezwungenheit und Mühe in anderer Weise zu deuten gesucht. Hätte man sich nicht auf den Muskel oder Nerven beschränkt, hätte man andere Objekte, wie z. B. einzellige Organismen, an denen man einen mannigfaltigeren Ausdruck der Erregung besitzt, zu Versuchen benutzt und die Frage vergleichend verfolgt, so wäre der Irrtum, dafs nur die Stromschwankung und nicht der Strom an sich erregend wirkt, voraussichtlich vermieden worden.

Noch zu einer anderen irrtümlichen Auffassung hat das einseitige Studium der galvanischen Reizung des Muskels und Nerven geführt, das ist das allgemeine Gesetz der polaren Erregung der lebendigen Substanz durch den konstanten Strom. Läfst man einen konstanten Strom durch ein lebendiges Objekt fliefsen, so zeigt sich, dafs nicht die ganze vom Strom durchflossene Strecke gleichzeitig erregt wird, sondern dafs die Erregung an der Eintritts- resp. Austrittsstelle des Stromes, also an der Anode resp. Kathode primär entsteht und von hier erst sich über das ganze Objekt ausbreiten kann. Anode und Kathode sind also die Stellen, wo der Strom überhaupt allein direkt erregend wirkt, aber wann Anode und wann Kathode Ausgangspunkt der Erregung ist, das ist einer ganz bestimmten Gesetzmäfsigkeit unterworfen, und diese Gesetzmäfsigkeit findet ihren Ausdruck in dem Gesetz der polaren Erregung.

Wenn man durch einen motorischen Nerven einen konstanten

Strom schickt, so wird der Nerv bei der Schliefsung an der Kathode erregt, und von hier aus pflanzt sich die Erregung durch Nervenleitung bis zum Muskel fort, der dann eine Zuckung ausführt. Bei der Öffnung des Stromes dagegen findet die Erregung des Nerven an der Anode statt und pflanzt sich von hier aus zum Muskel fort, dafs er zuckt. Dieses Gesetz der polaren Erregung des Nerven hat Pflüger[1]) bereits im Jahre 1859 begründet. Man überzeugt sich von seiner Richtigkeit auf verschiedene Weise, am besten durch folgenden Versuch. Man läfst einen konstanten Strom in verschiedener Richtung durch den Nerven eines Nerv-Muskelpräparats fliefsen, einmal in absteigender Richtung, d. h. so, dafs die Anode dem zentralen Ende und die Kathode dem Muskel näher liegt, und das andere Mal in aufsteigender Richtung, d. h. umgekehrt, so dafs die Anode dem Muskel und die Kathode dem zentralen Ende des Nerven am nächsten liegt, und läfst beide Male die Zuckung des Muskels auf einer Myographiontafel[2]) aufzeichnen. Dann findet man aus der Länge des Stadiums der latenten Reizung, dafs bei der Schliefsung des absteigenden Stromes der Muskel früher zuckt als bei der Schliefsung des aufsteigenden Stromes, dafs dagegen bei der Öffnung das umgekehrte Verhältnis stattfindet, und zwar beträgt die Differenz in der Zeit gerade so viel als die Dauer der Reizfortpflanzung in der intrapolaren Nervenstrecke. Daraus geht hervor, dafs die Erregung bei der Schliefsung von der Kathode, bei der Öffnung von der Anode ausgehen mufs. Dieses selbe Gesetz der polaren Erregung wurde alsbald auch von Bezold[3]) für den quergestreiften Muskel als gültig erkannt, und Engelmann[4]) zeigte, dafs es auch auf den glatten Muskel Anwendung findet. Nachdem dann spätere Untersuchungen, besonders von Biedermann[5]), noch eine Anzahl neuer Beweise für die Gültigkeit dieses Gesetzes geliefert hatten, nahm man stillschweigend an, dafs ebenso wie der Nerv und der Muskel überhaupt alle lebendige Substanz durch den galvanischen Strom bei der Schliefsung an der Kathode und bei der Öffnung an der Anode erregt würde. Allein, hier zeigte sich wieder, wie die einseitige Untersuchung des Nerven und Muskels zu Irrtümern zu führen geeignet ist, die bei einer vergleichend-physiologischen Untersuchung vermieden werden können, denn die Prüfung anderer Formen der lebendigen Substanz, und zwar der verschiedenartigsten freilebenden Zellen, ergab, dafs überhaupt nicht ein allgemein gültiges Gesetz der polaren Erregung für die lebendige Substanz besteht. Da die betreffenden Erscheinungen an den einzelligen Organismen uns zugleich ein ausgezeichnetes Beispiel dafür liefern, dafs nicht nur die Stromschwankungen, sondern auch die Dauer des konstanten Stromes Erregung erzeugen, so wollen wir hier noch etwas näher darauf eingehen.

---

[1]) Pflüger: „Untersuchungen über die Physiologie des Elektrotonus.“ Berlin 1859.

[2]) Vergl. pag. 386 Fig. 160.

[3]) Bezold: „Untersuchung über die elektrische Erregung der Nerven und Muskeln.“ Leipzig 1861.

[4]) Engelmann: „Beiträge zur allgemeinen Muskel- und Nervenphysiologie.“ In Pflügers Arch. Bd. 3.

[5]) W. Biedermann: „Beiträge zur allgemeinen Nerven- und Muskelphysiologie.“ In Sitzungsber. d. k. Akad. d. Wiss. III. Abt. Wien 1879, 1883, 1884, 1885.

Schon im Jahre 1864 machte Kühne[1]) die eigentümliche Beobachtung, dafs das Actinosphaerium Eichhornii (Fig. 203) einem ganz abweichenden Erregungsgesetze gehorche. Allein, die Beobachtung Kühnes blieb mehr als zwei Jahrzehnte lang vereinzelt und unbeachtet. Erst als man gewisse andere Wirkungen des galvanischen Stromes, die „Galvanotaxis", entdeckte, wurde die Kühnesche Beobachtung wieder beachtet und mit vollkommneren Methodon bestätigt. Daran schlofs sich die Beobachtung einer langen Reihe von freilebenden Zellen, welche sämtlich ein vom Nerven und Muskel in verschiedener Weise abweichendes Gesetz der polaren Erregung befolgen[2]).

Um unter dem Mikroskop auf dem Objektträger galvanische Reizversuche mit unpolarisierbaren Elektroden vorzunehmen, bedienen wir uns am zweckmäfsigsten eines Objektträgers (Fig. 202), auf dem zwei Leisten von porösem Ton, wie er in den Tonzellen der galvanischen Elemente Verwendung findet, parallel nebeneinander (*a* und *a,*) aufgekittet und an ihren Enden durch je einen kleinen Wall isolierenden Kittes (Kolophonium und Wachs) verbunden sind (*b* und *b,*) so dafs

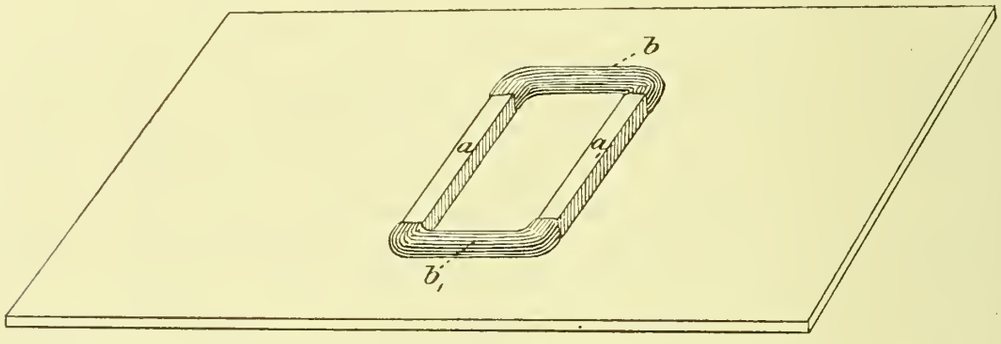


Fig. 202. Objektträger mit Kästchen für galvanische Reizung mikroskopischer Objekte. *a* und *a,* Leisten von gebranntem Ton, *b* und *b,* isolierende Kittwälle, welche mit den Leisten zusammen ein Kästchen abgrenzen, in das die Objekte gebracht werden.

ein kleines offenes Kästchen auf dem Objektträger entsteht, in das man die Wassertropfen mit den zu untersuchenden Objekten hineinbringen kann. An die beiden parallelen Tonleisten werden die Pinsel der gewöhnlichen unpolarisierbaren Elektroden angelegt. Mittels dieser kleinen Vorrichtung gelingt es, die mikroskopischen Objekte nahezu parallel zu durchströmen und die Wirkungen der Reizung gleichzeitig unter dem Mikroskop zu beobachten. Reizt man auf diese Weise das Actinosphaerium, wenn es seine Pseudopodien wie Sonnenstrahlen geradlinig aus dem kugelförmigen Körper herausgestreckt hat, durch einen konstanten Strom, so findet man, dafs im Moment der Schliefsung an den Pseudopodien, welche in der Richtung der Anode und der Kathode ausgestreckt sind, sich Kontraktionserscheinungen bemerkbar machen, indem das Protoplasma der Pseudopodien sich zu kleinen Kügelchen und Spindelchen zusammenballt und dem Körper zuströmt (Fig. 203). Die Pseudopodien, welche senk-

[1]) W. Kühne: „Untersuchungen über das Protoplasma und die Kontraktilität." Leipzig 1864.

[2]) Verworn: „Die polare Erregung der Protisten durch den galvanischen Strom." In Pflügers Arch. Bd. 45, 1889.

recht zur Stromesrichtung ausgesteckt sind, bleiben dagegen in Ruhe. Wir haben also im Moment der Schliefsung eine kontraktorische Anoden- und Kathoden-Erregung. Die Erregung an der Anode ist von beiden die stärkere. Während der Dauer des konstanten Stromes macht sich das auch bemerkbar. Die Erregungserscheinungen an der Kathode verschwinden nämlich nach der Schliefsung allmählich wieder, und die Pseudopodien nehmen hier ihr glattes Aussehen wieder an, während an der Anodenseite die Erregung fortdauert, solange der Strom geschlossen bleibt. Das äufsert sich in den immer weiter fortschreitenden Kontraktionserscheinungen. Das Protoplasma zieht sich immer mehr von der Anodenseite her nach dem Körper zurück; bald sind die Pseudopodien ganz eingezogen. Jetzt macht sich die Kontraktion am Körper selbst bemerkbar: das Protoplasma der Vakuolenwände zieht sich mehr und mehr nach dem Innern zurück, dabei zerplatzen die Vakuolen, und das Protoplasma

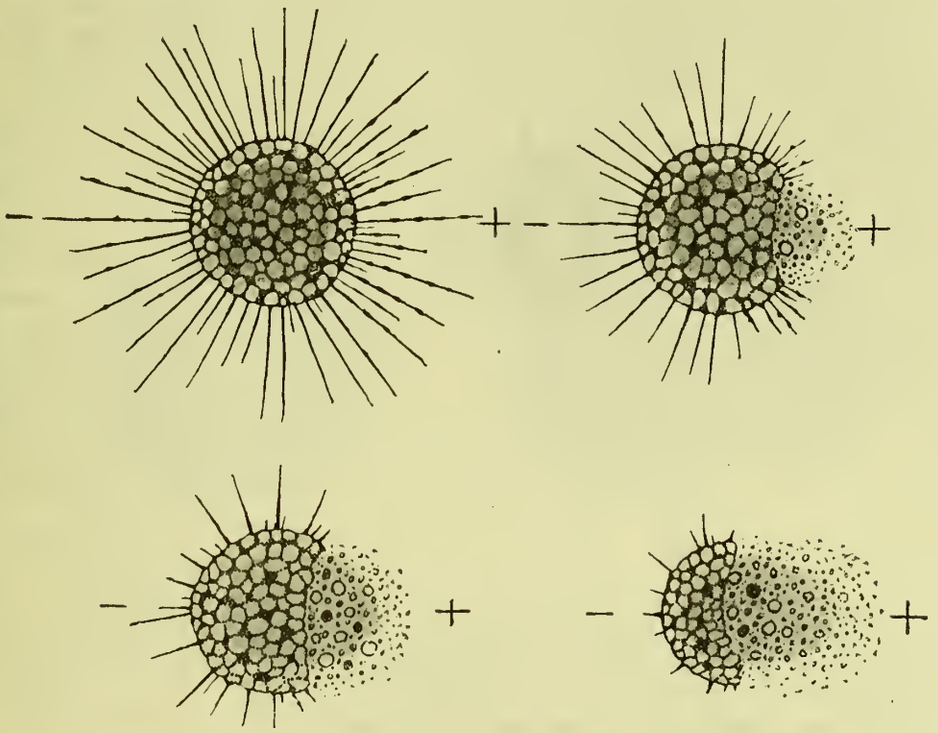


Fig. 203. Actinosphaerium Eichhornii in vier aufeinanderfolgenden Stadien der polaren Erregung durch den konstanten Strom. Von der Anode her zerfällt das Protoplasma.

selbst zerfällt zum Teil in seine Körnchen. Dieser Einschmelzungs- und Zerfallsprozefs dauert so lange fort, wie der Strom hindurchfliefst, nimmt aber allmählich etwas an Intensität ab. Es kann also kein Zweifel bestehen, dafs der konstante Strom auch während seiner Dauer Erregung erzeugt. Im Moment, wo der Strom geöffnet wird, hört dagegen auch der Einschmelzungsprozefs des Protoplasmas an der Anode sofort auf. Statt dessen machen sich an der Kathode geringe Erregungserscheinungen bemerkbar, indem die Pseudopodien hier wieder Kontraktionserscheinungen zeigen und ihr Protoplasma zu Kugeln und Spindeln zusammenfliefsen lassen. Diese Wirkung hört aber nach einiger Zeit allmählich wieder auf, und es kommt meist nicht zu einer vollständigen Einziehung der kathodischen Pseudopodien. Öffnet man den Strom nicht, so zerfällt der Körper des Actinosphaerium von der Anode her immer weiter, aber im Laufe der Zeit immer langsamer, bis der Zerfall schliefslich, wenn der Strom nur schwach war, ganz stehen bleibt. War der Strom dagegen stärker, so schreitet der Zerfallsprozefs schnell fort,

bis der ganze Körper in einen leblosen Körnerhaufen zerfallen ist. Das Actinosphaerium wird also bei der Schliefsung des konstanten Stromes an der Anode und an der Kathode, bei der Öffnung nur an der Kathode kontraktorisch erregt.

Ganz ebenso wie Actinosphaerium werden auch viele marine Rhizopoden, wie Orbitolites, Amphistegina (Fig. 204) u. a., bei der Schliefsung des Stromes an der Anode stark, an der Kathode schwach kontraktorisch erregt, eine Erscheinung, die auf den langen fadenförmigen Pseudopodien noch viel deutlicher in ihrer Reinheit hervortritt als bei Actinosphaerium, indem sich auf den Pseudopodienfäden die für alle starke kontraktische Erregung so überaus charakteristischen Kügelchen und Spindelchen an beiden Polen ganz besonders schön entwickeln [1]).

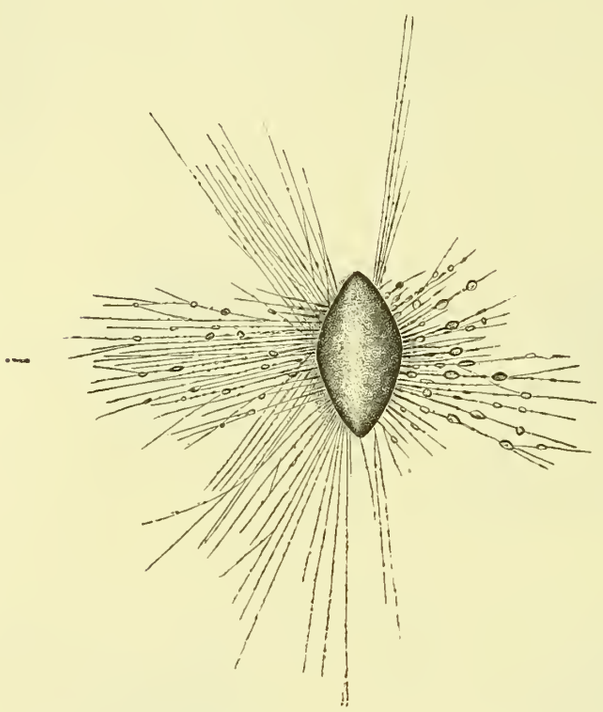


Fig. 204. Amphistegina Lessonii (vergl. Fig. 175 pag. 403). Die linsenförmige Kalkschale steht auf der scharfen Kante und entsendet aus der zum Boden gerichteten Schalenöffnung nach allen Seiten hin fadenförmige Pseudopodien, die am anodischen Pol sehr starke, am kathodischen Pol etwas schwächere kontraktorische Erregung deutlich erkennen lassen.

An Flimmerepithelien von Wirbeltieren sah Kraft [2]) gleichfalls, dafs beim Durchfliefsen des konstanten Stromes die Flimmerbewegung bei der Schliefsung an beiden Polen beschleunigt wurde. Über die polare Wirkung der Öffnung konnte er nicht zu einem definitiven Ergebnis gelangen. Schliefslich hat Loeb [3]) in neuerer Zeit gefunden, dafs auch bei Amblystoma, einer amerikanischen Schwanzlurchform, die Hautdrüsenzellen bei der Schliefsung des Stromes an der Anode erregt werden, so dafs am anodischen Pol die Ausscheidung eines weifslichen Sekrets stattfindet, gleichgültig in welcher Richtung der Strom durch den Körper geschickt wird.

Etwas anders, aber auch vom Muskel abweichend, verhält sich Pelomyxa [4]). Wenn man dieses Protoplasmaklümpchen mit einem

---

[1]) Verworn: „Untersuchungen über die polare Erregung der lebendigen Substanz durch den konstanten Strom.“ III. Mitteilung. In Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 62, 1896.

[2]) H. Kraft: „Zur Physiologie des Flimmerepithels bei Wirbeltieren.“ In Pflügers Arch. Bd. 47, 1890.

[3]) J. Loeb: „Zur Theorie des Galvanotropismus. III. Über die polare Erregung der Hautdrüsen von Amblystoma durch den konstanten Strom.“ In Pflügers Arch. Bd. 65, 1896.

[4]) Vergl. pag. 426.

konstanten galvanischen Strom reizt, so tritt im Moment der Schliefsung nur an der Anode eine Erregung ein, die sich in einer plötzlichen, ruckartigen Kontraktion mit sofort darauffolgendem Zerfall der Anodenseite äufsert (Fig. 205). Bei der Öffnung des Stromes erfolgt die gleiche Erscheinung an der Kathodenseite, während der Zerfall an der Anode sofort sistiert wird. Läfst man dagegen den Strom länger geschlossen, so zerfällt schliefslich der Körper von der Anodenseite her allmählich in eine tote Masse. Also Pelomyxa zeigt ebenfalls, dafs auch die Dauer des konstanten Stromes als Reiz wirkt. Dabei wird, je länger der Strom geschlossen bleibt, die Erregbarkeit immer geringer. Wird nach einiger Zeit der Einwirkung der Strom geöffnet, so wirkt häufig die Öffnung gar nicht mehr erregend, und um bei der Schliefsung einen neuen Erfolg zu bekommen, mufs man jetzt bedeutend stärkere Ströme anwenden, als zuvor. Die Abnahme der Erregbarkeit bei längerer Einwirkung des Stromes ist auch der Grund, weshalb am Actinosphaerium bei gleichbleibender Intensität des durchfliefsenden Stromes der Einschmelzungsprozefs immer mehr an Intensität abnimmt. Die lebendige Substanz verliert eben bei längerer Einwirkung eines Reizes an Erregbarkeit. Das Erregungsgesetz der Pelomyxa ist also

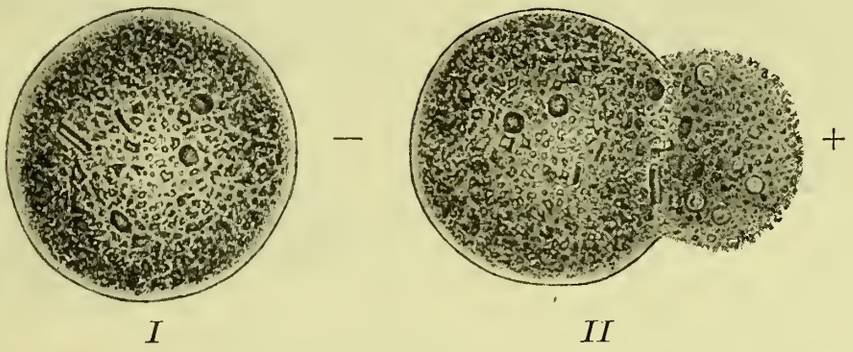


Fig. 205. Pelomyxa palustris. *I* Normal, kuglig kontrahiert. *II* Im Moment der Schliefsung beginnt an der Anode das Protoplasma zu zerfallen.

folgendes: Pelomyxa wird bei der Schliefsung an der Anode und bei der Öffnung an der Kathode kontraktorisch erregt.

Wieder eine andere Form der polaren Erregung, die aber vielleicht noch interessanter ist, zeigt uns die Amoeba proteus[1]). Schickt man durch den Amöbenkörper, wenn er nach verschiedenen Richtungen hin seine Pseudopodien ausstreckt, einen konstanten Strom, so sieht man, dafs er alsbald die typische Form der Amoeba limax annimmt, d. h. die langgestreckte Form, bei der das Protoplasma in einer einzigen Richtung fliefst, so dafs der ganze Körper gewissermafsen ein einziges dickes, grofses Pseudopodium bildet. Dabei zeigt sich, dafs der langgestreckte Körper an der Anode kontraktorisch erregt ist, denn hier entwickeln sich die charakteristischen Bütschlischen Vakuolen im Protoplasma, und das letztere zieht sich stark von der Anodenseite zurück, während an der Kathode im Gegenteil eine Expansion erfolgt, denn hier breitet sich das Protoplasma zu einem breiten Lappen aus, der Kathode entgegen. Man sieht die Erscheinungen am besten, wenn man plötzlich die Richtung des Stromes

[1]) Verworn: „Die polare Erregung der lebendigen Substanz durch den konstanten Strom.“ VI. Mitteilung. In Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 65, 1896.

wendet, so dafs nunmehr Kathode wird, was vorher Anode war, und umgekehrt (Fig. 206).

Ganz analoge Erregungsverhältnisse hat Ludloff[1]) an Paramaecium nachgewiesen. Bei der Schliefsung des Stromes kommen auch hier zunächst schon in der äufseren Körperform an der Anode Kontraktionserscheinungen zum Ausdruck, indem das anodische Körperende bei starken Strömen sich zipfelförmig zusammenschnürt und seine Trichocysten-Flüssigkeit auspreſst, so dafs die geronnenen Flüssigkeitsstrahlen wie Fäden das betreffende Körperende umgeben (Fig. 207 *B*). Viel charakteristischer aber äufsert sich die polare Erregung an der Wimperbewegung. Es werden nämlich die Wimpern an beiden Körperpolen in entgegengesetztem Sinne erregt, und zwar die anodischen Wimpern kontraktorisch, indem sie stärker nach dem Hinterende des Körpers schlagen, und die kathodischen Wimpern expansorisch, indem sie stärker nach dem Vorderende des Körpers

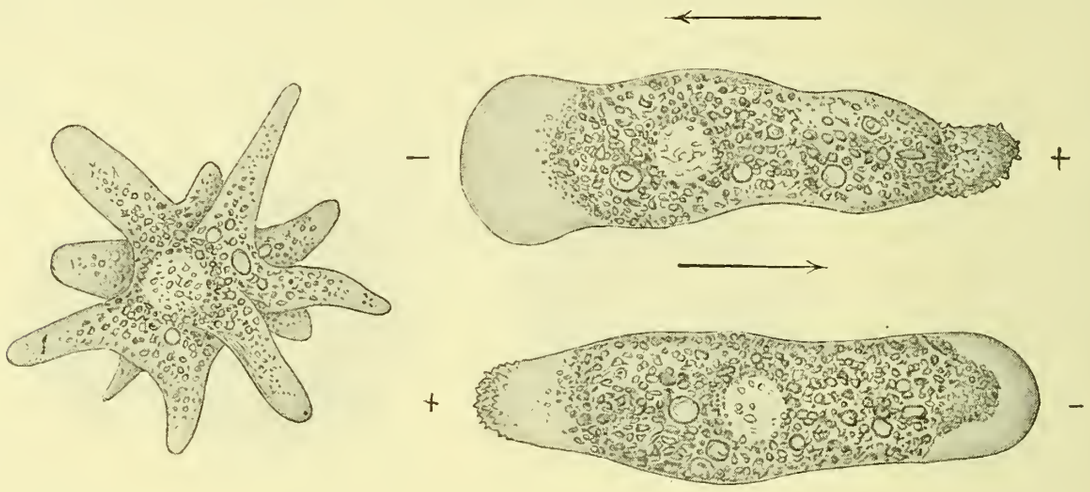


Fig. 206. Amoeba proteus. Links ungereiztes Individuum mit zahlreichen Pseudopodien, rechts zwei Individuen durch den galvanischen Strom gereizt. An der Anode zeigt sich eine typische Kontraktion, an der Kathode eine starke Expansion des Protoplasmas, was besonders deutlich bei plötzlicher Wendung der Stromrichtung bemerkbar wird.

hin schwingen, gleichgültig in welcher Lage zur Stromrichtung der Körper fixiert sein mag (Fig. 207 *C* u. *D*). Wir sehen also, dafs bei der Amöbe sowohl wie beim Paramaecium die Schliefsung des Stromes an beiden Polen entgegengesetzte Wirkungen erzeugt, und zwar an der Anode eine kontraktorische, an der Kathode eine expansorische Erregung.

Die polaren Wirkungen des galvanischen Stromes sind aber auch beim Muskel, wie uns besonders die neueren Untersuchungen von Biedermann[2]) an glatten und quergestreiften Muskeln gezeigt haben, in Wirklichkeit noch komplizierter, als es das Erregungsgesetz des Muskels in der Form, wie es bisher ausgesprochen wurde, angibt.

[1]) Ludloff: „Untersuchungen über den Galvanotropismus.“ In Pflügers Arch. Bd. 59, 1895.

[2]) W. Biedermann: „Zur Physiologie der glatten Muskeln.“ In Pflügers Arch. Bd. 46, 1890. — Derselbe: „Zur Lehre von der elektrischen Erregung quergestreifter Muskeln.“ In Pflügers Arch. Bd. 47, 1890.

Wir müssen auch hier den Begriff „Erregung“ spezialisieren und ihn nicht nur, wie es bisher geschehen ist, auf die Steigerung der Vorgänge anwenden, die bei den kontraktilen Substanzen in der Kontraktionsphase ihren Ausdruck finden, sondern auch auf die Vorgänge, die in der Expansionsphase zum Ausdruck kommen. Aus den Untersuchungen von Biedermann geht hervor, dafs der konstante Strom am Muskel bei der Schliefsung nicht nur eine kontraktorische

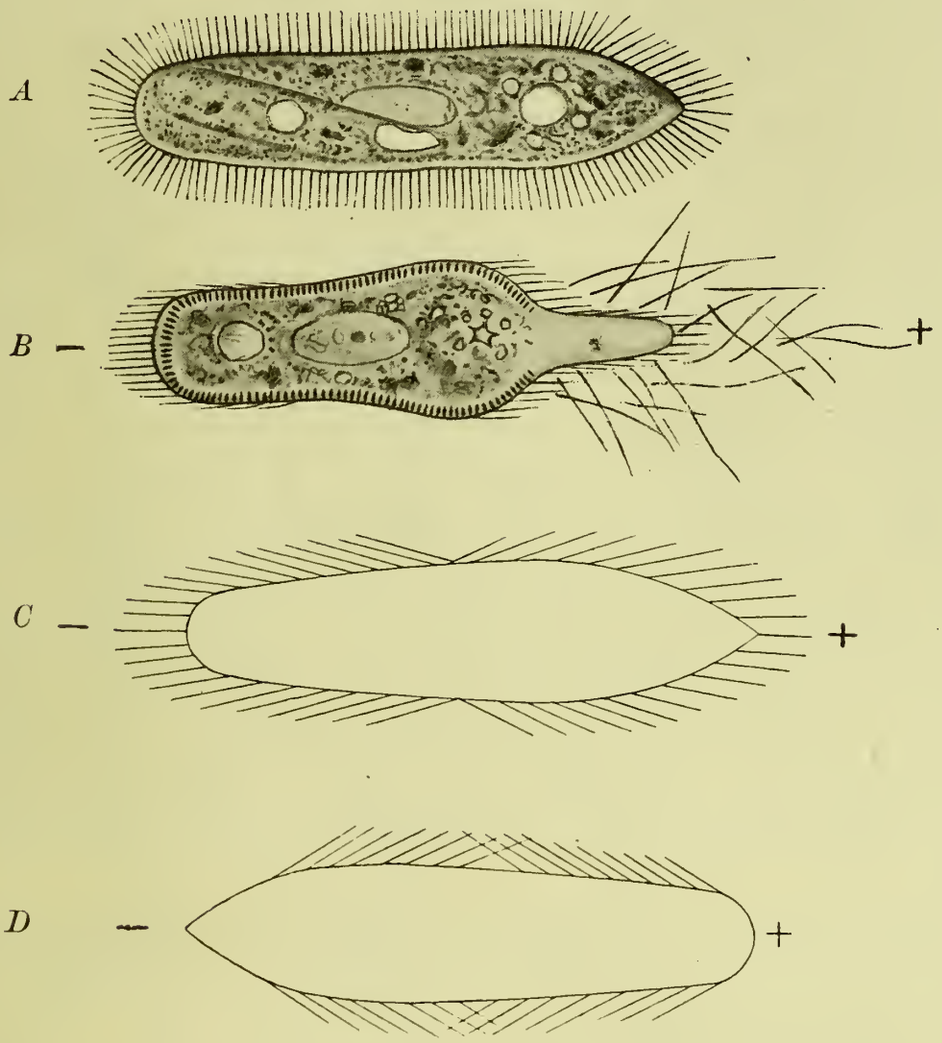


Fig. 207. Paramaecium aurelia, polare Erregungserscheinungen. *A* Ungereiztes Individuum. *B* Wirkung eines starken Stromes: das anodische Ende hat sich zipfelförmig zusammengeschnürt und seinen Trichocysten-Inhalt ausgestofsen. *C* Schwinglage der Wimpern (es ist nur der Körperumrifs gezeichnet): an der Anode sind die Wimpern stärker nach dem spitzen hinteren Körperpol gebogen, an der Kathode mehr nach dem stumpfen Vorderende. *D* Dasselbe bei umgekehrter Körperlage. Nach Ludloff.

Erregung an der Kathode, sondern gleichzeitig eine expansorische Erregung an der Anode bewirkt. Am Muskel, der sich auf der Höhe seiner Ausstreckung befindet, kann die expansorische Erregung an der Anode begreiflicherweise nicht zum Ausdruck kommen, denn der vollständig ausgestreckte Muskel kann nicht noch zu einer weiteren Ausstreckung gebracht werden. Dafs aber die Anode bei der Schliefsung expansorisch erregend wirkt, wird sofort sichtbar, wenn man die Reizung an glatten oder quergestreiften Muskeln ausführt, die sich in partiellem Kontraktionszustande befinden. Im Moment

der Schliefsung erfolgt alsdann unmittelbar an der Anode sofort eine lokale Expansion. Ebenso konnte Biedermann am Herzmuskel feststellen, dafs umgekehrt bei der Öffnung aufser der kontraktorischen Erregung an der Anode auch noch eine expansorische Erregung an der Kathode sich einstellt. Demnach ergibt sich die interessante Tatsache, dafs die Wirkungen bei der Öffnung an beiden Polen die entgegengesetzten sind wie bei der Schliefsung. Die Erscheinungen am Nerven liefern dazu ein vollständiges Analogon. Am Nerven haben wir nämlich auch zwei entgegengesetzte Wirkungen an beiden Polen. Das kommt in der Veränderung der Erregbarkeit zum Ausdruck, welche an den Polen eintritt, wenn der Nerv von einem galvanischen Strom durchflossen wird. Reizversuche an solchen Nerven, die sich im „elektrotonischen" Zustande befinden, haben nämlich gezeigt, dafs bei der Schliefsung des Stromes die Erregbarkeit an der Kathode gegen die Norm erhöht, an der Anode dagegen herabgesetzt ist, und dafs sich dieses Verhältnis bei der Öffnung des Stromes vollkommen umkehrt, so dafs noch kurze Zeit nach der Öffnung eine Erregbarkeitssteigerung an der Anode und eine Erregbarkeitsherabsetzung an der Kathode bemerkbar ist. Wir haben also an der Kathode und Anode bei der Schliefsung entgegengesetzte Prozesse, die sich bei der Öffnung an beiden Polen in ihr Gegenteil umkehren. Ob sich auch bei manchen freilebenden Zellen ähnliche Verhältnisse zwischen den Wirkungen von Schliefsung und Öffnung einerseits und denen der beiden Pole anderseits werden auffinden lassen, müssen spätere Versuche zeigen. Dafs aber dieser Gegensatz, wie er beim Muskel und Nerven besteht, nicht für alle lebendige Substanz verallgemeinert werden darf, zeigt einfach die Tatsache, dafs z. B. beim Actinosphaerium, bei Orbitolites, bei Amphistegina ein Gegensatz in den Wirkungen beider Pole bei der Schliefsung gar nicht vorhanden ist, dafs vielmehr hier sowohl an der Anode als an der Kathode nur kontraktorische Erregung entsteht.

Fassen wir das Ergebnis unserer Erfahrungen über die polaren Wirkungen des galvanischen Stromes kurz zusammen, so können wir nur sagen, dafs die primären Wirkungen des konstanten Stromes an der Eintrittsstelle (Anode) und an der Austrittsstelle (Kathode) der lebendigen Substanz lokalisiert sind, dafs aber die Art der Wirkungen bei den verschiedenen Formen der lebendigen Substanz an der Kathode und an der Anode bei der Schliefsung und bei der Öffnung sehr verschieden ist, und dafs sich demnach kein allgemein gültiges Gesetz der polaren Erregung für alle lebendige Substanz aufstellen läfst.

Verlassen wir jetzt die Betrachtung der polaren Wirkungen des galvanischen Stromes, und fassen wir zum Schlufs noch die verschiedenen Arten von Erregungserscheinungen ins Auge, welche die elektrische Reizung hervorbringt, so haben wir uns schon mit den Wirkungen auf die kontraktilen Substanzen beschäftigt. Gehen wir aber auf die kontraktilen Substanzen, oder besser gesagt, auf die lebendigen Substanzen, deren Kontraktilität sich in Bewegungs-

erscheinungen nach aufsen hin bemerkbar macht, noch etwas näher ein.

Die expansorischen Wirkungen der galvanischen Reizung treten in der äufseren Erscheinung meist in den Hintergrund, und wir haben ja bereits gesehen, dafs es nur in gewissen Fällen möglich ist, dieselben überhaupt zu beobachten. Dagegen machen sich die kontraktorischen Wirkungen überall bemerkbar. Schon am Actinosphaerium und der Amphistegina sahen wir die typischen Kontraktionserscheinungen in der Kugel- und Spindelbildung des Protoplasmas der erregten Pseudopodien. Amöben und Leukocyten

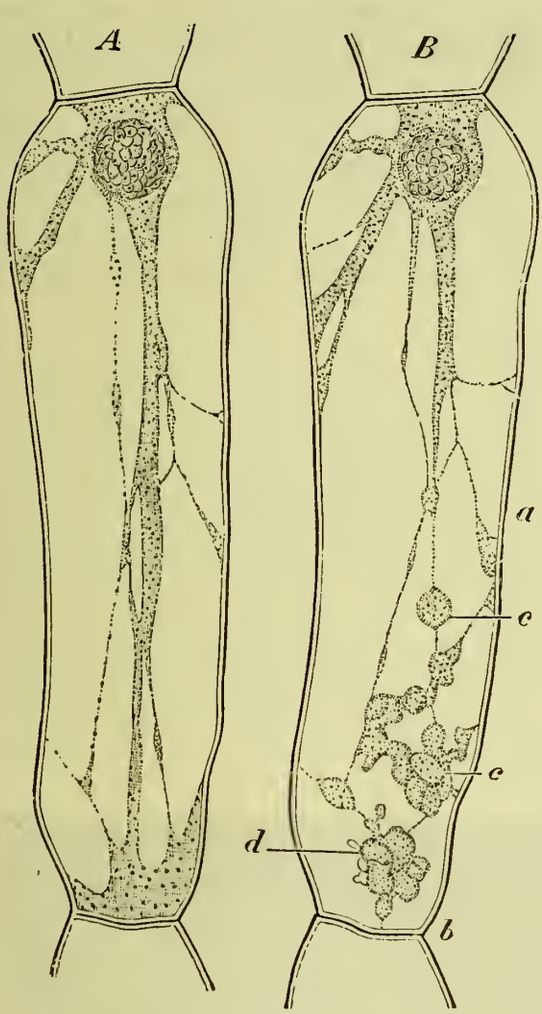


Fig. 208.

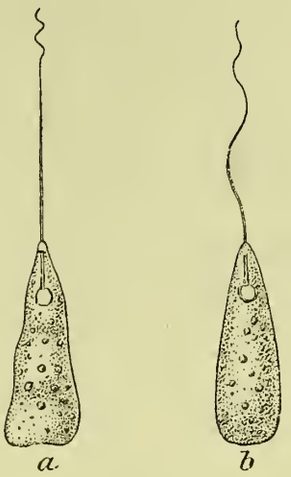


Fig. 209.

Fig. 208. Tradescantia virginica. Eine Zelle aus den Staubfädenhaaren. *A* Ungereizt, *B* durch den Induktionsstrom gereizt. Das Protoplasma ist bei *a*, *b*, *c*, *d* zu Kugeln und Klumpen zusammengeflossen. Nach Kühne.

Fig. 209. Peranema, ein Geifselinfusor. *a* Ruhig schwimmend, *b* durch einen Induktionsschlag gereizt.

ziehen auf einzelne Induktionsschläge hin, wie Golubew[1]) und Engelmann[2]) gezeigt haben, ihre Pseudopodien ein und nehmen Kugelform an. Das Protoplasma der Pflanzenzellen wird, wie Kühne[3]) an den Zellen der Staubfädenhaare von Tradescantia virginica nachwies, durch wiederholte Schliefsung und Öffnung des konstanten Stromes oder durch einzelne Induktionsschläge ebenso zur Bildung

[1]) Golubew: Über die Erscheinungen, welche elektrische Schläge an den sogenannten farblosen Bestandteilen des Blutes hervorbringen.“ In Sitzungsber. d. Wiener Akad. LVII, 1868.

[2]) Engelmann: „Beiträge zur Physiologie des Protoplasma.“ In Pflügers Arch. Bd. 2, 1869.

[3]) Kühne: „Untersuchungen über das Protoplasma und die Kontraktilität.“ Leipzig 1864.

von Kugeln veranlafst, wie sie auch für die nackten Protoplasmaformen charakteristisch als Reizerscheinung ist, eine Wirkung, die auch bei lokaler Anwendung der Reize lokal erzielt werden kann. Die Tätigkeit der Flimmerhaare, wird, wie Engelmann[1]) und in neuerer Zeit Kraft[2]) an Flimmerepithelien beobachtet haben, durch den galvanischen Strom zu gröfserer Geschwindigkeit gesteigert, indem besonders die Frequenz und Amplitude des Wimperschlages und damit der Nutzeffekt beeinflufst wird. Auch am einzelnen Geifselfaden der Flagellatenzelle, z. B. von Peranema, kann man die erregende Wirkung des elektrischen Reizes beobachten, die sich z. B. bei Einwirkung eines einzelnen Induktionsschlages in einem energischen Schlage der sonst gleichmäfsig rhythmisch schwingenden Geifsel äufsert. Bei den Myoïden der Infusorien, wie z. B. beim Stielmyoïd der Vorticellen, ferner bei den glatten Muskelzellen und schliefslich bei den quergestreiften Muskelfasern kommt die Erregung durch einen einzelnen kurzen elektrischen Reiz, etwa einen einzelnen Induktionsschlag, in einer Zuckung zum Ausdruck, die man bei quergestreiften Skelettmuskeln mittels eines Myographions graphisch verzeichnen kann.

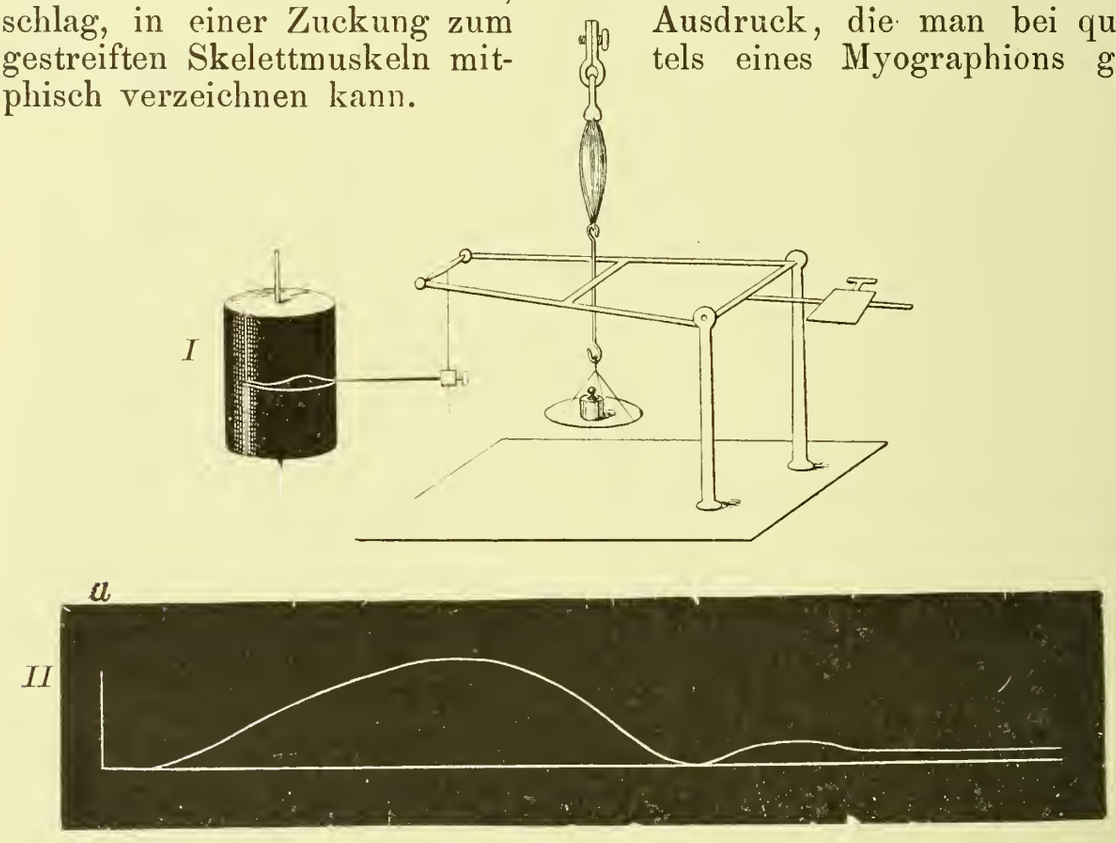


Fig. 210. *I* Myographion. *II* Zuckungskurve. Nach Helmholtz. *a* Moment der Reizung durch einen Induktionsschlag.

Ehe wir aber die Betrachtnng der Reizwirkungen an den kontraktilen Substanzen verlassen, verdient noch die Wirkung schnell aufeinanderfolgender galvanischer Reize unsere Aufmerksamkeit. Wir haben nämlich in den rhythmisch sich folgenden Induktionsschlägen des Du Bois-Reymondschen Schlittenapparates bei tätigem Hammer das beste Mittel, um ein kontraktiles Gebilde in tetanische Dauerkontraktion zu versetzen. Eine Amöbe, ein Leukocyt etc.

[1]) Engelmann: „Physiologie der Protoplasma- und Flimmerbewegung.“ In Hermanns Handbuch der Physiologie Bd. 1, 1879.

[2]) H. Kraft: „Zur Physiologie des Flimmerepithels bei Wirbeltieren.“ In Pflügers Arch. Bd. 47, 1890.

bleiben unter rhythmisch aufeinander folgenden Induktionsschlägen, solange die Einwirkung dauert, im Kontraktionsstadium, d. h. sie behalten Kugelform. Ebenso bleibt der Muskel unter der Einwirkung rhythmisch intermittierender Induktionsströme dauernd kontrahiert. Am Muskel aber haben wir die günstigste Gelegenheit, die Entstehung des Tetanus zu verfolgen und uns besser als bei mechanischer Reizung davon zu überzeugen, dafs die tetanische Kontraktion aus distinuierlichen Einzelzuckungen entsteht, die sich nur so schnell folgen, dafs zwischen den einzelnen Kontraktionen dem Muskel keine Zeit bleibt, sich wieder zu strecken. Um die Einzelheiten der tetanischen Kontraktion zu studieren, bedienen wir uns eines Myographions (Fig. 211), dessen Schreibhebel uns die Bewegung des Muskels bei der Reizung in Gestalt einer Kurve auf einer rotierenden Trommel verzeichnet. Reizen wir den Muskel mittels eines einzigen, nicht zu starken Induktionsschlages, so dafs er nur eine mäfsige Zuckung ausführt, so bekommen wir eine einzelne Zuckungskurve, deren aufsteigender

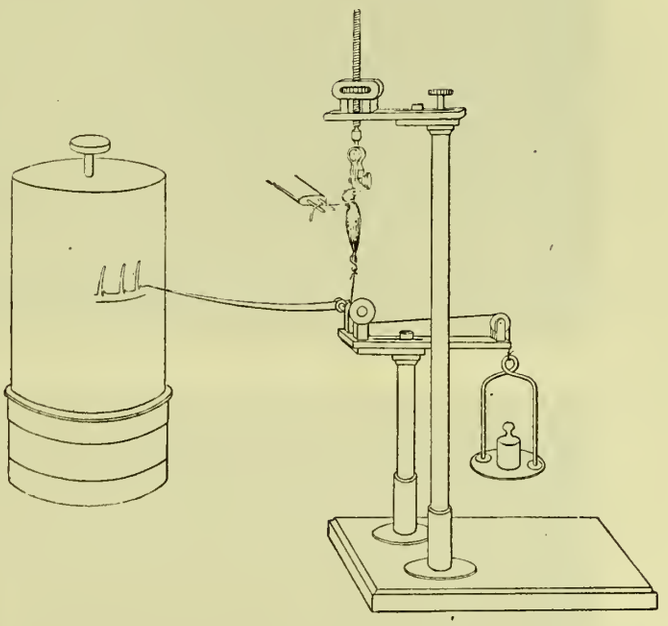


Fig. 211. Muskelschreiber. In dem Muskelhalter ist das Nerv-muskelpräparat befestigt, dessen Nerv durch zwei Platinelektrodenspitzen gereizt wird und dessen Muskel durch Übertragung auf einen Schreibhebel seine Bewegung auf eine rotierende schwarze Trommel aufzeichnet.

Schenkel die Kontraktionsphase, deren absteigender Schenkel die Expansionsphase darstellt (Fig. 212 *I*). Lassen wir aber mehrere Induktionsschläge nacheinander auf den Muskel einwirken, und zwar in regelmäfsigen Intervallen in der Weise, dafs der folgende Reiz den Muskel immer in dem Moment trifft, wo er eben wieder beginnt sich zu strecken, so finden wir, dafs sich die ersten Zuckungen superponieren, d. h. dafs die Verkürzung des Muskels mit jeder folgenden Zuckung gröfser wird, so, als ob der Verkürzungsgrad, den der Muskel noch von der vorhergehenden Zuckung hatte, dem Ruhepunkt des Muskels entspräche, von dem an sich die Verkürzung der nächsten Zuckung erhebt. So steigt die Verkürzung treppenartig mit jedem folgenden Reiz bis zu einer bestimmten Höhe, auf der sie sich dann erhält, auf der sie aber doch noch deutlich die regelmäfsigen Schwankungen zwischen den einzelnen Reizen erkennen läfst (Fig. 212 *II*). Lassen wir schliefslich schneller aufeinanderfolgende Induktionsschläge auf den Muskel einwirken, wie sie beim Spiel des Neefschen Hammers in der sekundären Spirale entstehen, dann ist die Wirkung jedes einzelnen Reizes nicht mehr als solche zu unterscheiden, sondern wir bekommen eine glatte Kurve, die ziemlich steil ansteigt und sich

dann, wenn die Reizung nicht zu lange ausgedehnt wird, als gerade Linie auf gleicher Höhe erhält (Fig. 212 *III*). So können wir von vollkommen ausgebildeten Einzelzuckungen an, indem wir die Geschwindigkeit der Aufeinanderfolge der Reize steigern, durch alle

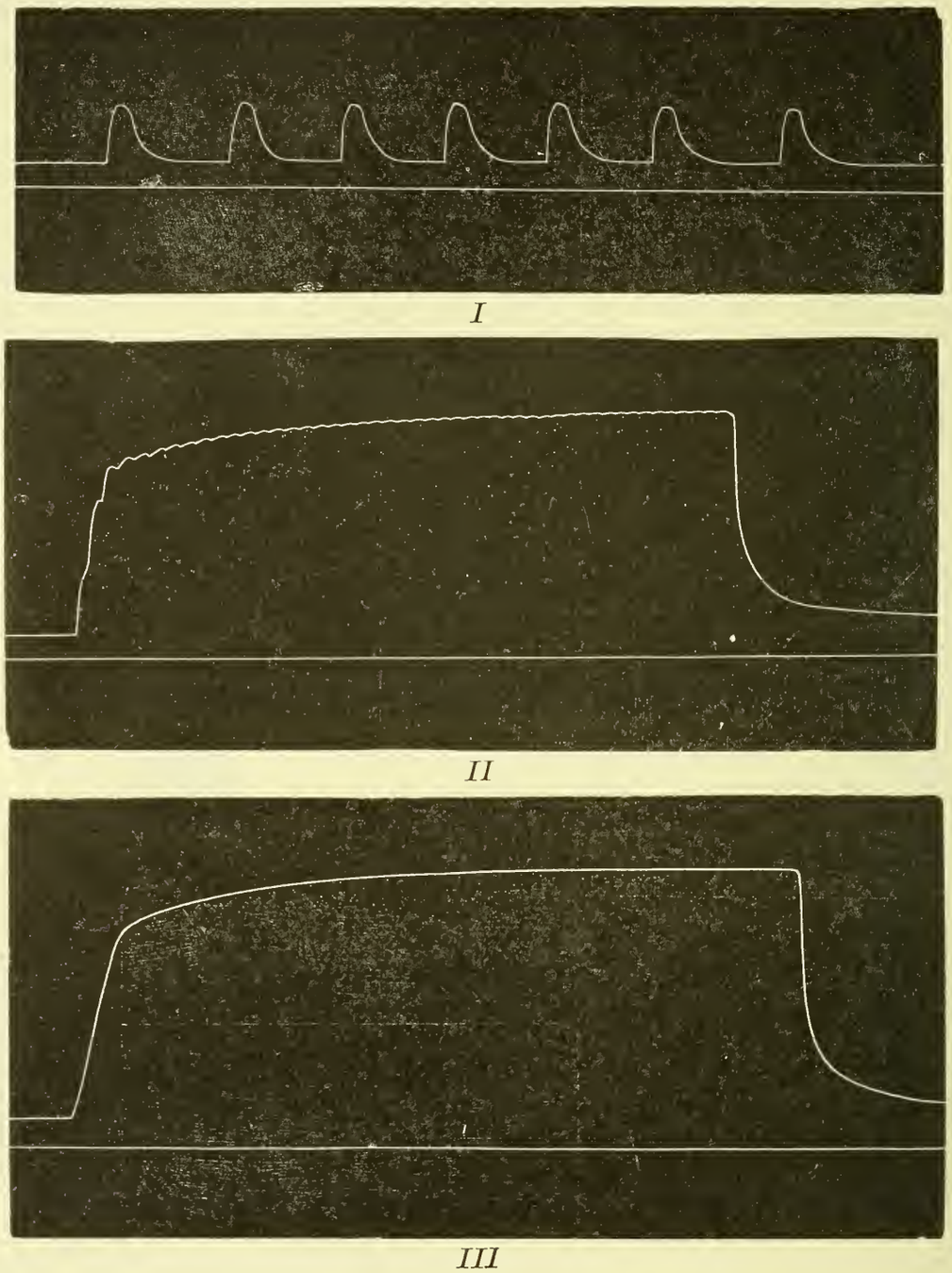


Fig. 212. Myographische Kurven vom Gastrocnemius des Frosches. *I* Einzelne Zuckungen, hervorgerufen durch einzelne Induktionsöffnungsschläge. *II* Unvollkommener Tetanus, hervorgerufen durch schneller aufeinanderfolgende Induktionsöffnungsschläge. *III* Vollkommener Tetanus, hervorgerufen durch sehr schnell aufeinanderfolgende Induktionsschläge.

Übergangsformen des unvollkommenen Tetanus hindurch die Entstehung des vollkommenen Tetanus verfolgen und damit den Beweis liefern, dafs der Tetanus in Wirklichkeit eine distinuierliche Kontraktion ist. Ebenso wie der künstlich erzeugte Tetanus sind aber auch alle andauernden Kontraktionen, die wir unter Nerveneinfluſs in unserem Körper ausführen, distinuierliche, aus lauter schnell aufeinanderfolgenden Einzelzuckungen zusammengesetzte Erscheinungen.

Schliefslich darf nicht unerwähnt bleiben, dafs es Formen der lebendigen Substanz gibt, die überhaupt nicht durch Induktionsschläge, weder durch einzelne noch durch schnell oder langsam aufeinanderfolgende, mögen sie noch so stark sein, beeinflufst werden. Solche Objekte sind z. B. Orbitolites, Amphistegina und andere Meeresrhizopoden. Ihr Protoplasma verlangt eine längere Reizdauer, um zu reagieren, als sie der blitzartige Induktionsschlag besitzt[1]).

Gehen wir noch kurz auf die anderen Erregungswirkungen der galvanischen Reizung ein, so finden wir, dafs der galvanische Reiz nicht nur an den kontraktilen Substanzen mechanische Bewegungseffekte auslöst, sondern z. B. auch an den Pflanzen, welche sich wie die Mimosa durch Turgeszenzveränderungen bewegen. Läfst man auf eine mit ausgespreizten Zweigen und Blättern dastehende Mimosa einzelne Induktionsschläge einwirken, so haben diese ganz dieselbe Wirkung wie etwa mechanische Reizung: die Pflanze senkt sofort ihre Zweige und klappt die Blätter zusammen in der typischen Form, die wir schon früher kennen lernten.

Auch die Produktion anderer Energieformen wird durch galvanische Reize ausgelöst. So haben genaue thermoëlektrische Messungen am Muskel ergeben, dafs sich derselbe bei der Tätigkeit erwärmt, wenn auch nur in geringem Mafse, und dafs im allgemeinen die Wärmeproduktion im umgekehrten Verhältnis zu der Arbeitsleistung steht. Ja, die Wärmeproduktion ist sogar stets gröfser als die Produktion von mechanischer Energie, denn von der Gesamtenergie, welche der Muskel bei der Tätigkeit liefert, wird kaum mehr als ein Fünftel bis ein Drittel in Form von mechanischer Arbeit, alles andere dagegen als Wärme abgegeben.

Dafs auch Elektrizitätsproduktion bei der durch galvanische Reizung bewirkten Muskelzuckung erfolgen kann, ist nach unseren früheren Erfahrungen bereits klar, da ja zwischen jeder kontrahierten Stelle und jeder ruhenden Stelle des Muskels eine elektrische Spannung entsteht, in der Weise, dafs die kontrahierte Stelle sich zur ruhenden Stelle negativ verhält. Läuft also eine Kontraktionswelle über den ruhenden Muskel von einem Ende zum anderen, so kann man im Moment, wo dieselbe beginnt, von beiden Enden des Muskels einen „Aktionsstrom“ ableiten, da das andere Ende sich noch in Ruhe befindet, während das eine sich eben kontrahiert.

Schliefslich wissen wir auch, dafs durch galvanische Reizung bei pelagischen Leuchttieren, wie bei Radiolarien und Noktiluken, Lichtentwicklung erzeugt werden kann.

Dafs aber alle diese Formen der Energieproduktion zugleich mit einer Erregung des Stoffwechsels verbunden sein müssen, ist nach unseren früheren Betrachtungen selbstverständlich, und hier ist es hauptsächlich der so viel untersuchte Muskel gewesen, der uns das direkt gezeigt hat. Der durch Reizung irgend welcher Art zu dauernder Tätigkeit erregte Muskel verbraucht mehr Sauerstoff als der ruhende, er verbraucht das in ihm aufgespeicherte Glykogen, er produziert mehr Kohlensäure als der ruhende und nimmt statt der neutralen oder alkalischen Reaktion des ruhenden Muskels eine saure

---

[1]) Verworn: „Untersuchungen über die polare Erregung der lebendigen Substanz durch den konstanten Strom.“ III. Mitteilung. In Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 62, 1896.

Reaktion an. Alle diese Veränderungen zeigen aufs deutlichste, dafs im Muskel, wenn er durch Reize in Tätigkeit versetzt wird, eine bedeutende Erregung des Stoffwechsels eintritt.

b. Lähmungserscheinungen.

Auch bei der elektrischen Reizung treten wiederum die lähmenden Wirkungen gegenüber den Erregungserscheinungen ganz in den Hintergrund. So vielfach und genau die Erregungserscheinungen, welche durch den galvanischen Strom erzeugt werden, bisher untersucht worden sind, so wenig sind die Lähmungserscheinungen bekannt. Dennoch scheint es Fälle zu geben, in denen der galvanische Strom, namentlich bei längerer Einwirkung oder bei höherer Intensität, Lähmungserscheinungen zu erzeugen im stande ist. Ob freilich die Herabsetzung der Erregbarkeit des Nerven, die bei der Schliefsung starker Ströme an der Anode und bei der Öffnung an der Kathode Platz nimmt, und die bis zu einer vollständigen Leitungsunfähigkeit der betreffenden Stelle führen kann, ohne dafs eine wirkliche Zerstörung eintritt, als eine Lähmungserscheinung aufgefafst werden darf, ist mehr als zweifelhaft und bedarf noch ausgedehnterer, besonders auf diesen Punkt gerichteter Versuche. Dagegen sind von der Flimmerbewegung durch Engelmann[1]) und Kraft[2]) anscheinend wirklich echte Lähmungswirkungen des galvanischen Stromes bekannt geworden.

Die Kiemenleisten der zweiklappigen Muscheln sind mit einem Flimmerepithel bekleidet, dessen Wimpern sich durch ihre Länge besonders gut zur Beobachtung der Flimmerbewegung eignen. Reizte Engelmann diese Flimmerleisten mittels eines einzelnen stärkeren Induktionsschlages, so verfielen die Wimpern in Starre, genau so, wie nach stärkerer thermischer Reizung die Wimpern der Infusorien und Flimmerepithelien in Wärmestarre verfallen. Sie krümmten sich in der Schlagrichtung hakenförmig um, stellten ihre Bewegung ein und verharrten in dieser Stellung um so länger, je stärker der Induktionsschlag gewesen war.

Eine analoge Beobachtung machte Kraft bei länger dauernder Einwirkung des konstanten Stromes auf die Flimmerepithelien der Wirbeltiere. Hier trat im Beginn der Einwirkung zunächst an den beiden Polen, dann aber durch Fortleitung der Erregung im Gewebe auch in der ganzen intrapolaren Strecke eine Beschleunigung des Wimperschlages ein, die aber bei längerer Dauer des Stromes allmählich abnahm und einer Herabsetzung der Wimpertätigkeit bis zum völligen Stillstand in der ganzen intrapolaren Strecke Platz machte. Wir haben hier also, wie es scheint, dasselbe Verhältnis wie auch bei manchen anderen Lähmungen, dafs der betreffende Reiz zunächst Erregung und dann bei stärkerer oder längerer Einwirkung Lähmung hervorruft. Indessen sind alle diese Verhältnisse noch zu wenig untersucht, um eine definitive Deutung zu gestatten.

---

[1]) Engelmann: „Physiologie der Protoplasma- und Flimmerbewegung.“ In Hermanns Handbuch der Physiologie Bd. 1, 1879.

[2]) H. Kraft: „Zur Physiologie des Flimmerepithels bei Wirbeltieren.“ In Pflügers Arch. Bd. 47, 1890.

Schliefslich ist in neuerer Zeit wiederholt die Frage aufgeworfen worden, welche spezielle Eigenschaft des galvanischen Stromes die physiologischen Reizwirkungen an der lebendigen Substanz erzeuge. Es sind hier offenbar verschiedene Möglichkeiten denkbar. Die nächstliegende ist und bleibt immer die Annahme, dafs es die elektrolytischen Wirkungen in der lebendigen Substanz selbst sind, welche die verschiedenen Reizwirkungen hervorrufen. Es ist völlig zweifellos, dafs der galvanische Strom in der lebendigen Substanz chemische Umsetzungen herbeiführt. Vor allem werden davon die sehr labilen Verbindungen betroffen werden, die wir, wie sich weiter unten zeigen wird, in der lebendigen Substanz als wesentliche Bestandteile annehmen müssen. Mit dem Zerfall dieser Verbindungen ist schon an sich die Entstehung von Erregungserscheinungen verknüpft. Sodann aber ist auch die Hypothese gemacht worden, dafs die polaren Erregungserscheinungen bei Objekten, die in einem flüssigen Medium sich befinden, darin ihre Ursache haben, dafs durch die an den Grenzflächen der lebendigen Substanz und des Mediums im letzteren stattfindende Elektrolyse Stoffe entständen, die nun ihrerseits als chemische Reize auf die lebendige Substanz einwirken. Nach dieser Auffassung wären die Wirkungen des elektrischen Stromes als chemische Reizwirkungen zu betrachten. Es ist indessen sehr zweifelhaft, ob dieses Moment überhaupt bei den galvanischen Erregungserscheinungen wesentlich beteiligt ist. Wenn es der Fall sein sollte, würde es doch jedenfalls immer nur eine untergeordnete Komponente in dem Komplex der Reizwirkungen repräsentieren, da ja die zweifellos vorhandene direkte Elektrolyse der lebendigen Substanz selbst bei der grofsen Zersetzlichkeit der letzteren sicherlich eine ungleich bedeutendere Wirkung erzielen müfste. Endlich hat man auch die durch den galvanischen Strom hervorgerufene Flüssigkeitsverschiebung in porösen mit Flüssigkeit getränkten Körpern als ein Moment geltend gemacht, das vielleicht eine Komponente in dem Komplex der Reizerscheinungen bei galvanischer Reizung vorstellen könnte. Carlgren[1]) hat vor einiger Zeit gezeigt, dafs in der Tat auch bei abgetöteten Zellen verschiedener Art durch starke Ströme Erscheinungen erzielt werden können, die mit gewissen Reizerscheinungen äufserlich sehr grofse Analogien aufweisen, die aber doch lediglich auf Flüssigkeitsverschiebungen zurückgeführt werden müssen. Es wird eine Aufgabe der künftigen Forschung sein, festzustellen, ob und inwieweit jeder einzelne dieser Faktoren an den Reizwirkungen beteiligt ist, die wir als Folgen der galvanischen Durchströmung an den verschiedenen Formen der lebendigen Substanz beobachten. Vorläufig können wir noch nicht spezialisieren in dieser Richtung. Vorläufig bleibt uns nichts anderes übrig, als die geschilderten Reizwirkungen wie bisher als Wirkungen der „galvanischen Reizung“ schlechthin zu bezeichnen, ohne Rücksicht auf die speziellere Frage, welche Momente im galvanischem Strom an ihrer Entstehung mitwirken.

B. Die bewegungsrichtenden Wirkungen einseitiger Reizung.

Unter den physikalischen Unterhaltungen, die uns in den Kulturländern schon in früher Kindheit geboten werden, pflegt die Be-

[1]) O. Carlgren: „Über die Einwirkung des konstanten galvanischen Stromes auf niedere Organismen.“ In Arch. f. Anat. u. Physiol., physiolog. Abteilung 1899.

schäftigung mit den Erscheinungen des Magnetismus eine grofse Anziehungskraft auf den kindlichen Geist auszuüben. Die merkwürdige Erscheinung, dafs sich die freischwingende Magnetnadel unter allen Umständen immer wieder mit ihrem einen Ende nach dem Nordpol der Erde einstellt, dafs die mit einem Eisenstift versehenen Schiffchen und Tierchen, die das Kind im Wasserbecken schwimmen läfst, wie von einem Zauber gebannt den feinsten Bewegungen des Magnetstabes mit unfehlbarer Sicherheit folgen, dafs die auf Papier gestreuten Eisenfeilspäne sich über einem darunter befindlichen Magneten in ganz charakteristischen Kurven anordnen — alles das hat uns als Kinder im höchsten Grade gefesselt. Auch auf die glühende Phantasie der Völker des Orients, die sich in vieler Beziehung noch jetzt kindliche Züge erhalten haben, mufsten die Erscheinung der Magnetwirkung den gleichen tiefen Eindruck machen. Unter den farben- und formenprächtigen Märchen der berückenden Scheherazade haben wir in den unheimlichen Erzählungen vom Magnetberg, dem Schrecken der Seefahrer, die ihr Schiff, von der unsichtbaren Gewalt angezogen, unrettbar an dem glatten Erzfelsen zerschellen sehen, einen sprechenden Ausdruck, der das Kinderherz noch immer mächtig ergreift.

Dem Erwachsenen ist durch Gewöhnung an die eigentümlichen Wirkungen des Magneten der Sinn für das Wunderbare und Fesselnde derselben meist abhanden gekommen, aber die alten Empfindungen unserer Kindheit werden wieder wach, wenn wir die analogen Wirkungen, wie sie der Magnet auf die Magnetnadel ausübt, die Anziehung und Abstofsung, als Wirkungen der verschiedensten Reize in die lebendige Natur übersetzt finden, wenn wir sehen, dafs die Reize eine Wirkung auf die Organismen auszuüben im stande sind, die sie unter Umständen mit derselben unwiderstehlichen Gewalt und der gleichen unfehlbaren Sicherheit wie der Magnetismus das Eisen zwingt, sich der Reizquelle zu- oder sich von ihr abzuwenden.

Die Motte fliegt mit tödlicher Sicherheit immer wieder dem Lichte zu, und obwohl sie sich bereits unzählige Male ihre Flügel gesengt hat, kann sie der faszinierenden Gewalt des Lichtes nicht widerstehen, bis sie tot in die Flammen fällt. Da aber bei den höheren Tieren in Folge der Mitwirkung des Nervensystems diese Erscheinungen eine Komplikation erfahren, die ihre Übersichtlichkeit ganz bedeutend erschwert und die Sicherheit der Reaktion nicht selten beeinträchtigt, so werden wir auch diese Erscheinungen zweckmäfsigerweise vorwiegend an einfacheren Organismen betrachten, und zwar möglichst an der einzelnen Zelle.

Was zu ihrem Zustandekommen unumgänglich notwendig ist, das ist die Bedingung, dafs Differenzen in der Reizung an verschiedenen Körperstellen bestehen. Wirken die Reize allseitig gleich stark ein, so beobachten wir zwar alle im vorhergehenden Abschnitt geschilderten Reizwirkungen, aber eine bewegungsrichtende Wirkung kann nicht zu stande kommen. Nur eine ungleich von verschiedenen Seiten her einwirkende Reizung kann die Bewegungsrichtung beherrschen.

1. Chemotaxis[1]).

Unter „Chemotaxis“ verstehen wir die Erscheinung, dafs Organismen, die mit aktiver Bewegungsfähigkeit begabt sind, sich unter dem Einflufs einseitig einwirkender chemischer Reize entweder zu der Reizquelle hin- oder von der Reizquelle fortbewegen. Im ersteren Falle, wo eine Annäherung an die Reizquelle stattfindet, sprechen wir von einer positiven, im letzteren Falle, wo eine Entfernung von der Reizquelle erfolgt, von einer negativen Chemotaxis. Eine einseitige Reizung ist aber bei chemischen Reizen nur da realisiert, wo die Konzentration des betreffenden Stoffes vom lebendigen Objekt her nach einer Richtung hin allmählich steigt.

Von Engelmann zuerst an Bakterien entdeckt, von Stahl bei Myxomyceten beobachtet, von Pfeffer in gröfserer Ausdehnung methodisch studiert und in neuerer Zeit von Massart, Leber, Gabritschevsky, Metschnikoff und anderen bei Leukocyten verfolgt, ist die Chemotaxis jetzt als eine Erscheinung von ungemeiner Verbreitung unter den verschiedensten Zellen und von aufserordentlicher Bedeutung nicht blofs für die einzelligen Organismen, sondern auch für das Leben im Zellenstaate erkannt worden.

Unter den nackten Protoplasmamassen wurden die chemotaktischen Erscheinungen zuerst von Stahl[2]) an den Myxomyceten beobachtet. Die gelben, netzförmig sich ausbreitenden Plasmodien des in der Gerberlohe lebenden Aethalium septicum liefs Stahl auf feuchte Fliefspapierstreifen kriechen und hängte dann einen solchen Streifen mit dem einen Ende in sauerstofffrei gemachtes Wasser, das durch eine Ölschicht, die sich völlig indifferent verhielt, von dem Sauerstoff der Luft abgegrenzt war, während das andere Ende des Plasmodiums mit der Luft in Berührung stand. Die Folge war die, dafs das Protoplasma der in das Wasser tauchenden Stränge allmählich ganz aus dem Wasser herausströmte und sich oberhalb der Ölschicht auf dem nassen Fliefspapier an der Luft ansammelte. Es war also nach dem Sauerstoff der Luft positiv-chemotaktisch. Dafs es nicht das Wasser selbst war, welches die Plasmodien zu meiden suchten, wie man etwa vermuten könnte, geht aus der Tatsache hervor, dafs die Plasmodien sogar positiv-chemotaktisch nach Wasser sind und vom Trockenen her immer ins Feuchte kriechen, so dafs man sogar von einer besonderen „Hydrotaxis“ gesprochen hat. Man mufs daher die Fliefspapierstreifen zu dem Versuch auch stets feucht erhalten, damit nicht die Chemotaxis nach Wasser mit der

---

[1]) Ich habe mich nach langem Zaudern entschlossen, die Worte „Chemotropismus“, „Heliotropismus“ etc., obwohl sie bereits lange eingebürgert sind, in der zweiten Auflage dieses Buches doch gegen die Worte „Chemotaxis“, „Phototaxis“ etc. zu vertauschen, weil sie nicht blofs schwerfällig klingen, sondern auch vom sprachlichen Standpunkt aus Bedenken erregen müssen. Ich habe mich aber dazu um so schwerer entschlossen, als ich selbst seit langer Zeit bestrebt gewesen bin, im Anschlufs an die wenigen bereits früher bekannten „Tropismen“ auch die betreffenden Erscheinungen in anderen Reizgebieten mit dieser gemeinsamen einheitlichen Terminologie zu bezeichnen und dazu neue „Tropismen“ einzubürgern, um gleich im Ausdruck die Zusammengehörigkeit aller dieser Erscheinungen anzudeuten. Heute aber, wo die Erkenntnis von der vollkommenen Analogie aller dieser Erscheinungen im Gebiete der verschiedensten Reizqualitäten allgemein durchgedrungen ist, glaube ich nunmehr doch zweckmäfsiger die unglücklichen Wortbildungen durch die bereits verwendeten Ausdrücke „Chemotaxis“, „Thermotaxis“ etc. ersetzen zu dürfen.

[2]) Stahl: „Zur Biologie der Myxomyceten.“ In Bot. Zeitung 1884.

Chemotaxis nach Sauerstoff interkurriert. Auch anderen Stoffen gegenüber verhielten sich die Plasmodien chemotaktisch, vor allem gegenüber der ihnen zur Nahrung dienenden Lohe. So krochen in den Versuchen Stahls die Protoplasmamassen stets nach Lohestückchen oder nach Papierkugeln, die mit einem Loheaufguſs getränkt waren, hin und häuften sich hier an, eine Form der positiven Chemotaxis, die Stahl als „Trophotaxis“ bezeichnet hat, weil sie zur Aufsuchung der Nahrung, unter den einzelligen Organismen weit verbreitet, eine wichtige Rolle spielt. Leber[1]), Massart[2]), Metschnikoff[3]), Buchner[4]) und andere haben dann auch an den Leukocyten der Wirbeltiere chemotaktische Eigenschaften festgestellt, und zwar hat sich hier ein Verhältnis gefunden, das für die Stellungnahme des Organismus gegenüber den Infektionskrankheiten von allergröfster Bedeutung ist. Wie wir an anderer Stelle[5]) bereits sahen, scheiden die Bakterien gewisse Stoffwechselprodukte aus, die in neuerer Zeit vielfach die Aufmerksamkeit der Forscher auf sich gelenkt haben. Diese Stoffwechselprodukte der Bakterien üben eine ganz hervorragende chemotaktische Wirkung auf die Leukocyten aus und veranlassen sie, in grofsen Scharen nach der Stelle im Organismus hinzukriechen, wo eine Einwanderung und Vermehrung von Bakterien stattgefunden hat. So findet an dem Herde der Infektion eine dichte Anhäufung von Leukocyten statt, die in gewissen Fällen, wie Metschnikoff gezeigt hat, die Bakterien auffressen und den weiteren Verlauf der Infektion zum Teil bestimmen. Ist die Einwanderung und Vermehrung der Bakterien nicht zu stark, so können sie im Kampf mit den Leukocyten, die gewissermafsen die Polizei des Körpers gegenüber den unbefugten Eindringlingen repräsentieren, unterliegen, und die Infektion wird coupiert. Erweisen sich die Bakterien als die Stärkeren, so findet eine Ausbreitung der Infektion und eine allgemeine Erkrankung des Organismus statt, deren Verlauf dann durch andere Momonte bestimmt wird.

Um uns von der positiv-chemotaktischen Wirkung der Bakterienprodukte auf die Leukocyten zu überzeugen, können wir mit Massart folgenden Versuch anstellen. Nach einer von Pfeffer zuerst ersonnenen Methode füllen wir ein kurzes Kapillarröhrchen mit einer Kultur des eitererregenden Staphylococcus pyogenes albus und schmelzen das eine Ende des Röhrchens zu. Darauf legen wir das Röhrchen in die Bauchhöhle oder unter die Haut eines Kaninchens und lassen es etwa 10—12 Stunden liegen. Nach Ablauf dieser Zeit finden wir bei der mikroskopischen Betrachtung des Röhrchens, dafs von der offenen Seite her ein dichter Schwarm von Leukocyten in das Innere eingedrungen ist, der wie ein dicker weifser Pfropfen

---

[1]) Leber: „Über die Entstehung der Entzündung uud die Wirkung der entzündungserregenden Schädlichkeiten.“ In Fortschritte der Medizin 1888. — Derselbe: „Die Entstehung der Entzündung und die Wirkung der entzündungserregenden Schädlichkeiten.“ Leipzig 1891.

[2]) Jean Massart et Charles Bordet: „Recherches sur l'irritabilité des leucocytes et sur l'intervention de cette irritabilité dans la nutrition des cellules et dans l'inflammation.“ In Journal publié par la société royale des sciences médicales et naturelles de Bruxelles, 1890.

[3]) Metschnikoff: „Leçons sur la pathologie comparée de l'inflammation.“ 1892.

[4]) H. Buchner: „Die chemische Reizbarkeit der Leukocyten und deren Beziehung zur Entzündung und Eiterung.“ In Berl. klin. Wochenschr. 1890, Nr. 47.

[5]) Vergl. pag. 190.

die Öffnung verschliefst (Fig. 213). Die Leukocyten sind also, durch die Bakterienstoffe veranlafst, aus den Geweben der Tiere in die Kapillarröhre hineingekrochen. Ein gewissenhafter Forscher mufs indessen sofort den Einwand machen, dafs es vielleicht die Nährlösung, in welcher die Bakterien kultiviert werden, sei, welche chemotaktisch auf die Leukocyten wirke. Aber dieser Einwand läfst sich widerlegen, wenn wir, wie das Massart getan hat, zur Kontrolle ein gleiches Kapillarröhrchen, mit derselben Nährflüssigkeit, aber ohne Bakterienkultur in das Tier hineinbringen. Die Einwanderung der Leukocyten bleibt in diesem Falle aus. Auch dafs es nicht blofs die Bakterienkörper selbst, sondern die von ihnen abgeschiedenen Stoffwechselprodukte sind, welche die chemotaktische Wirkung hervorrufen, läfst sich beweisen, indem wir eine sterile und von Bakterienleibern vollständig befreite Kulturflüssigkeit zum Versuch verwenden, in der sich also nur die gelösten Stoffwechselprodukte der betreffenden Bakterien befinden. Der Erfolg ist dann der gleiche, wie wenn die Kultur direkt zum Versuch benutzt wäre: das Röhrchen hat sich nach einiger Zeit mit eingewanderten Leukocyten gefüllt. Was aber von den Kulturen des Staphylococcus pyogenes albus gilt, das hat man auch bei vielen anderen pathogenen Bakterienformen ge-

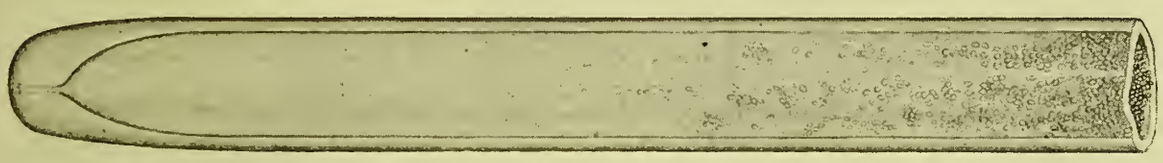


Fig. 213. Chemotaxis von Leukocyten nach Eiterkokken. Die Leukocyten sind in die Capillarröhre, welche die Kultur von Staphylokokken enthält, in dichten Scharen eingewandert, wie besonders an der Öffnung der Röhre zu sehen ist.

funden, und es ist zweifellos, dafs weiter fortgesetzte Untersuchungen über die Beziehungen zwischen Leukocyten und Bakterien noch Klarheit über eine ganze Reihe von Punkten verbreiten werden, die bisher in der Geschichte der Infektionskrankheiten in tiefes Dunkel gehüllt gewesen sind.

Übrigens zeigen sich die Leukocyten nicht blofs chemotaktisch gegenüber den Stoffwechselprodukten der Bakterien, sondern, wie Buchner gefunden hat, auch gegenüber den Eiweifskörpern der Bakterienleiber selbst und gegenüber einer ganzen Reihe von Stoffen nicht bakterieller Abkunft. So fand Buchner, dafs Weizenmehl- und Erbsenmehlbrei besonders stark chemotaktisch wirksam sind. Schliefslich hat Sicherer[1]) gezeigt, dafs die Leukocyten von Warmblütern unter geeigneten Bedingungen auch aufserhalb des Tierkörpers ihre chemotaktischen Eigenschaften gegen die verschiedensten Stoffe noch lange Zeit ebenso deutlich äufsern wie im lebendigen Tierkörper selbst.

Eine wichtige Rolle spielt die Chemotaxis der Leukocyten ferner in der Entwicklung vieler Tiere. Das geht besonders aus den schönen Untersuchungen Kowalevskys[2]) an Insekten hervor. Wenn sich die

[1]) O. v. Sicherer: „Chemotropismus der Warmblüterleukocyten aufserhalb des Körpers.“ In Münchener med. Wochenschr. XLIII, 41.

[2]) Kowalevsky: „Beiträge zur Kenntnis der nachembryonalen Entwicklung der Musciden.“ In Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 45, 1887.

Fliegenmade in die fertige Fliege umwandelt, eine Metamorphose, die ziemlich schnell erfolgt, werden die alten Organe des Madenkörpers, wie die Kriechmuskeln etc., überflüssig und beginnen zu degenerieren. Die mit Beginn dieser Degeneration auftretenden Stoffe wirken aber in hohem Grade chemotaktisch auf die Leukocyten, die in grofsen Scharen in die degenerierenden Organe einwandern, um als echte Phagocyten die zerfallenden Massen aufzufressen und so die Beseitigung derselben beschleunigen zu helfen (Fig. 214). Es ist charakteristisch, dafs die Phagocyten nur bei solchen Insekten, wo die Metamorphose sehr schnell erfolgt, diese Tätigkeit entfalten, dafs sie dagegen bei anderen Insekten, wie bei der Motte etc., und ferner bei der Degeneration des Kaulquappenschwanzes etc. nicht beteiligt sind. Dagegen

Fig. 214.

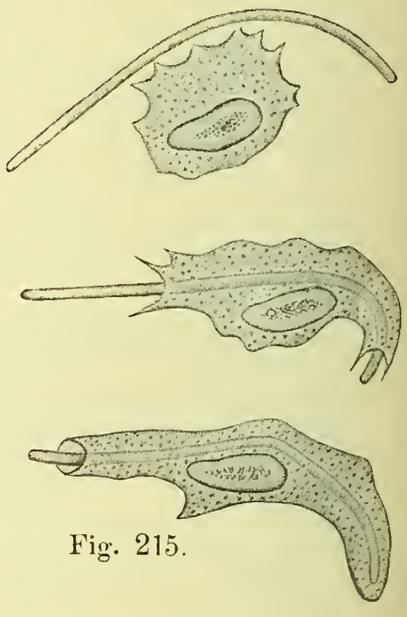


Fig. 215.

Fig. 214. Leukocyten bei der Metamorphose der Fliegenmaden die Muskeln zerstörend. Die gekörnten Massen sind Leukocyten, die gestreiften sind Muskelbruchstücke. Nach Kowalevsky.

Fig. 215. Leukocyt, ein Milzbrandbakterium fressend. Nach Metschnikoff.

konnte Metschnikoff die analogen Erscheinungen wieder in der Entwicklung der Seesterne nachweisen.

Weit verbreitet ist die Chemotaxis bei den geifseltragenden Bakterien, Infusorien und Schwärmsporen. An Bakterien wurde diese Erscheinung von Engelmann[1]) zuerst entdeckt und auch gleich in genialer Weise praktisch verwendet. Engelmann beobachtete nämlich, dafs gewisse Bakterienformen, die in faulenden Aufgüssen leben, sich in grofsen Massen in der Nähe von Sauerstoffquellen ansammeln. So findet unter dem Mikroskop im offenen Tropfen eine

[1]) Engelmann: „Neue Methode zur Untersuchung der Sauerstoffausscheidung pflanzlicher und tierischer Organismen.“ In Pflügers Arch. Bd. 25. — Derselbe: „Die Erscheinungsweise der Sauerstoffausscheidung chlorophyllhaltiger Zellen im Licht bei Anwendung der Bakterienmethode.“ In Verhandl. d. Kon. Akad. van Wetensch. te Amsterdam. II. Sekt., 3. Teil. 1894.

dichte Ansammlung dieser Mikroben an den Tropfenrändern statt, wo der Sauerstoff der Luft den nächsten Zutritt hat. Unter dem Deckglas sammeln sich die Bakterien ebenfalls in der Nähe des Deckglasrandes an und bilden einen dichten, parallel dem Deckglasrande hinziehenden Wall. Auch Luftbläschen, die sich unter dem Deckglas befinden, sowie Pflanzenzellen, deren Chlorophyll im Lichte Sauerstoff abspaltet, wirken in derselben Weise, namentlich wenn man durch Abschluſs der Deckglasränder mit einer Ölschicht eine gewisse Sauerstoffnot unter dem Deckglas erzeugt hat. Engelmann hat diese überaus groſse Erregbarkeit der Bakterien durch Sauerstoff benutzt, um darauf eine Methode zum mikroskopischen Nachweis kleinster Sauerstoffmengen zu gründen, die für die Erkenntnis der assimilatorischen Wirkung verschiedener Lichtarten in der grünen Pflanzenzelle von maſsgebender Bedeutung geworden ist[1]). In der Tat erkennt man bei äuſserem Luftabschluſs in einem bakterienhaltigen Tropfen die Stellen, wo auch nur die geringsten Spuren von Sauerstoff vorhanden sind, sofort an der dichten Anhäufung dieser Mikroben. Ein schönes Beispiel dafür liefert folgende Beobachtung[2]). In einem Tropfen unter dem Deckglas befand sich im Gesichtsfelde eine groſse Diatomee (Pinnularia), welche, da sie im Lichte durch ihre Chromophylltätigkeit Sauerstoff abschied, dicht mit einem Wall von bewegungslos daliegenden Spirochaeten umgeben war. Im übrigen Teil des Gesichtsfeldes waren fast keine Spirachaeten sichtbar. Da fing plötzlich die Diatomee an, eine Strecke weiterzugleiten, bis sie wiederum ganz still liegen blieb. Die Bakterien, auf diese Weise von ihrer Sauerstoffquelle im Stich gelassen, lagen zunächst noch einige Augenblicke ruhig. Alsbald aber trat eine lebhafte Bewegung unter ihnen ein, und in dichten Scharen schwammen sie wieder zu der Diatomee hinüber. In ein bis zwei Minuten waren fast alle wieder um dieselbe versammelt und umgaben sie wie bisher bewegungslos in dichtem Haufen (Fig. 216 *I*). Ähnliche Beobachtungen hat Engelmann vor kurzem abgebildet (Fig. 216, *II* u. *III*).

Die ausgezeichneten und methodischen Untersuchungen Pfeffers[3]) über die Chemotaxis hatten ihren Ausgangspunkt in Beobachtungen an den Spermatozoën von Farnen, bei denen sich chemotaktische Beziehungen zu der Eizelle herausstellten, die, wie man jetzt weifs, fast in der ganzen lebendigen Natur Analoga finden und für die Befruchtung der Eizelle durch das Spermatozoon bei Tieren wie bei Pflanzen als ungemein wichtige Bedingung fungieren. Das Spermatozoon sucht die Eizelle auf und wird auf den richtigen Weg geführt fast überall in der lebendigen Welt durch die chemotaktische Wirkung, welche die Stoffwechselprodukte der Eizelle auf die freibewegliche Spermatozoënzelle ausüben. Daſs unter den unzähligen Scharen von Spermatozoën der verschiedensten Tiere, welche an manchen Stellen das Meer bevölkern, jede Art die richtige, zu ihr gehörige Eizelle findet, eine Tatsache, die sonst überaus wunderbar erscheinen müſste, ist in der

---

[1]) Vergl. pag. 233.

[2]) Verworn: „Psycho-physiologische Protistenstudien. Experimentelle Untersuchungen.“ Jena 1889.

[3]) W. Pfeffer: „Lokomotorische Richtungsbewegungen durch chemische Reize.“ In Unters. aus dem bot. Inst. zu Tübingen Bd. 1, 1884. — Derselbe: „Über chemotaktische Bewegungen von Bakterien, Flagellaten und Volvocineen.“ In Unters. aus dem bot. Inst. zu Tübingen Bd. 2.

überwiegenden Mehrzahl der Fälle eine unmittelbare Folge der Chemotaxis, und erklärt sich sehr einfach dadurch, dafs jede Spermatozoënart chemotaktisch ist nach den spezifischen Stoffen, welche die Eizelle der betreffenden Art charakterisieren. Bei den Säugetieren wirkt auch

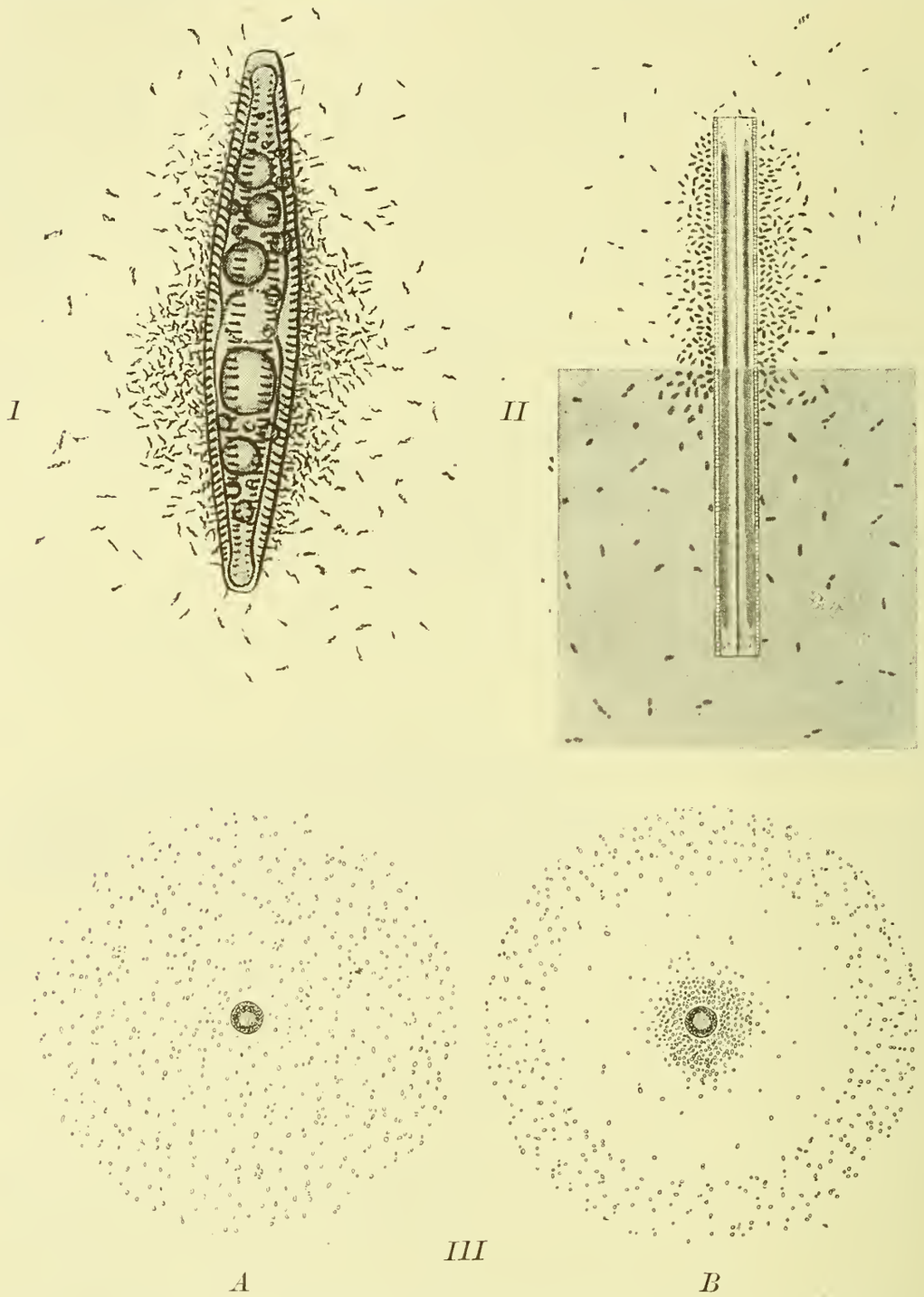


Fig. 216. Chemotaxis von Bakterien nach Sauerstoff, der von Algenzellen im Lichte entwickelt wird. *I* Diatomee im Sonnenlicht Sauerstoff entwickelnd und von Spirillen umschwärmt. *II* Diatomee zur Hälfte beschattet, zur Hälfte beleuchtet. Die Bakterien haben sich in der beleuchteten Hälfte gesammelt, wo der Sauerstoff entwickelt wird. *III* Algenzelle von Bakterien umschwärmt, *A* im Dunkel, *B* im Hellen. *II* und *III* nach Engelmann.

die Uterusschleimhaut durch ihre Sekrete positiv chemotaktisch auf die Spermatozoën, wie Loew[1]) jüngst durch Versuche an Ratten,

[1]) Loew: „Die Chemotaxis der Spermatozoën im weiblichen Genitaltrakt.“ In Sitzungsber. d. Wien. Akad., Math.-naturw. Klasse CXI, 1902.

Kaninchen und Hunden nachwies, indem er unter dem Mikroskop einmal Stückchen der Uterusschleimhaut, das andere Mal Stückchen von anderen Geweben, wie Bindegewebe, Leber, Muskeln etc., mit spermatozoënhaltiger Flüssigkeit zusammenbrachte. Erstere war stark positiv chemotaktisch, letztere gar nicht oder, wie z. B. alkalische Darmschleimhaut nur sehr schwach wirksam. Wir haben hier Anpassungserscheinungen der einfachsten Art vor uns, die uns von neuem eine Vorstellung geben, wie ganz aufserordentlich tief die Erscheinungen der Chemotaxis in alle Verhältnisse des Lebens hineingreifen.

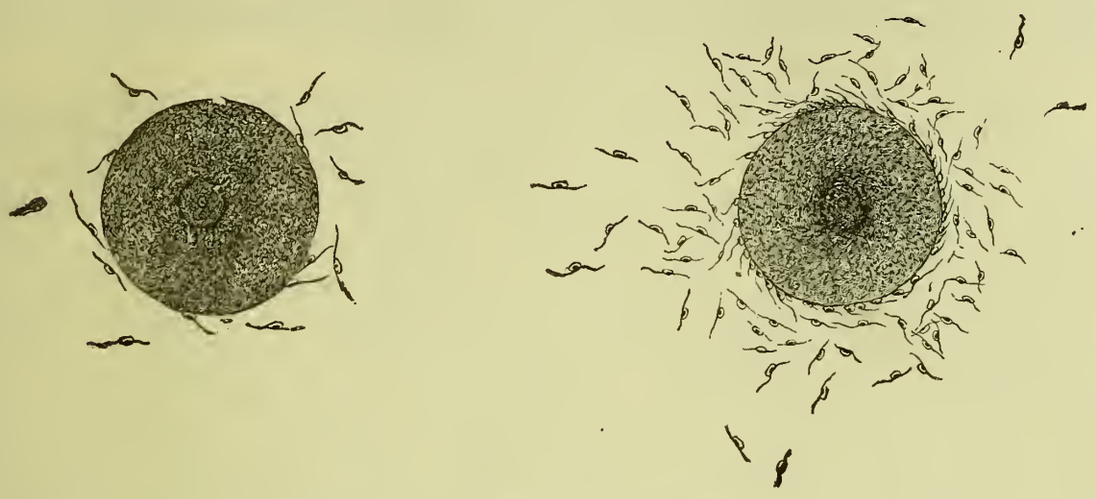


Fig. 217. Zwei pflanzliche Eizellen, umschwärmt von Spermatozoën. Nach Strasburger.

Der Versuch Pfeffers an den Spermatozoën der Farnkräuter war folgender. Pfeffer füllte ein einseitig zugeschmolzenes Kapillarröhrchen mit einer Lösung von ca. 0,05 % Apfelsäure und legte es in einen Tropfen, der eine gröfsere Menge von Farnspermatozoën enthielt, so dafs die Apfelsäure aus der Mündung der Kapillare allmählich in den Tropfen hinaus diffundieren mufste und dadurch eine einseitig wirkende Reizquelle abgab. Bei der mikroskopischen Beobachtung zeigte sich, dafs die Spermatozoën sofort anfingen, auf die Mündung der Kapillare loszusteuern und in dieselbe hineinzuschwimmen.

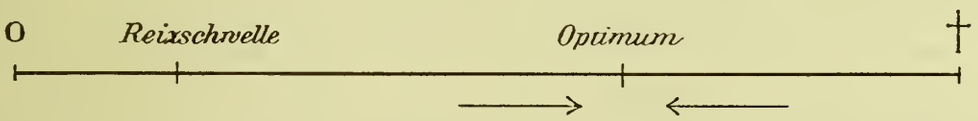


Fig. 218. Schema der chemotaktischen Reizwirkung. Die Konzentration nimmt von links nach rechts zu; bei *O* Nullpunkt der Konzentration, bei + Tötungspunkt. Die Pfeile geben die Bewegungsrichtung an.

Nach ½ Minute waren bereits gegen 60 und nach 5 Minuten bisweilen etwa 600 Spermatozoën in die Kapillare hineingewandert. Nach 12 Minuten waren in einem Versuch von 24 Spermatozoën alle bis auf eins, das sich aufserhalb zur Ruhe gelegt hatte, in der Kapillare versammelt. Die Apfelsäure wirkt also im höchsten Grade chemotaktisch auf die Spermatozoën der Farne, die sich dagegen allen anderen Stoffen gegenüber, welche Pfeffer noch auf ihre chemotaktische Wirksamkeit prüfte, völlig indifferent verhielten. Das legte die Vermutung nahe, dafs es auch in dem die Eizelle bergenden Archegonium

Apfelsäure sei, welche die Spermatozoën zur Annäherung und Einwanderung veranlafste. Nun konnte zwar Pfeffer wegen der Kleinheit der Objekte und des Mangels mikroskopischer Reaktionsmethoden die Apfelsäure im Inhalt der Archegonien selbst nicht nachweisen; dafür gelang es ihm auf makrochemischem Wege, in den ganzen die Geschlechtsprodukte tragenden Pflanzenteilen die Anwesenheit von Apfelsäure festzustellen, so dafs die Vermutung, es sei die Apfelsäure, welche auch im Archegonium die Einwanderung der Spermatozoën veranlafst, eine an Gewifsheit grenzende Wahrscheinlichkeit gewinnt. Die Spermatozoën der Laubmoose verhielten sich gleichgültig gegen Apfelsäure, dagegen waren sie in ausgezeichnetem Grade chemotaktisch nach schwachen Rohrzuckerlösungen.

Pfeffer dehnte später seine Untersuchungen auf eine grofse Zahl von Bakterien und Geifselinfusorien aus und gelangte dabei zu einer Reihe von Ergebnissen, die im höchsten Grade interessant sind. Es zeigte sich bei diesen Untersuchungen, dafs die verschiedensten Stoffe in ganz verschiedener Weise auf die verschiedenen Mikroorganismenformen wirken. Stoffe, auf welche die einen reagierten, erwiesen sich für andere als unwirksam. Manche Stoffe wirkten nur positiv-, andere nur negativ-chemotaktisch. Im letzteren Falle entfernten sich die betreffenden Organismen von der Reizquelle, und die Kapillare blieb leer. Die Reizschwelle, d. h. derjenige Konzentrationsgrad, bei dem die chemotaktisch wirksamen Stoffe eben ihre Wirkung zu äufsern beginnen, liegt für die verschiedenen Stoffe und verschiedenen Organismen sehr verschieden hoch. Was aber das Interessanteste ist, das ist die Tatsache, dafs viele Stoffe, welche in schwächerer Konzentration positiv-chemotaktisch wirken, bei höheren Konzentrationsgraden eine negative Chemotaxis bei den gleichen Organismen veranlassen. Es existiert also ein Reizoptimum, dem die Organismen von beiden Seiten, sowohl aus der geringeren als aus der höheren Konzentration, zustreben. Wird die Konzentration bei diesen Stoffen zu stark, so tritt natürlich der Tod ein. Wir können also vier wichtige Konzentrationsgrade fixieren: den Nullpunkt, wo der betreffende Stoff noch gänzlich fehlt, die Reizschwelle, wo seine Konzentration eben wirksam wird, das Optimum, dem die Organismen aus allen Konzentrationsgraden oberhalb der Reizschwelle zustreben, und den Tötungspunkt, bei dem die Konzentration zu stark ist, um das Leben noch zu gestatten (Fig. 218). Das Optimum liegt bei dem gleichen Stoff für verschiedene Organismen meist auch bei einem verschiedenen Konzentrationsgrad. Dafür hat Massart[1]) ein hübsches Beispiel in dem verschiedenen Verhalten einer Bakterienform, Spirillum, und einer Wimperinfusorienform, Anophrys, gegenüber dem Sauerstoff gefunden. Wenn er beide Organismenformen in gröfserer Zahl unter dem Deckglas hatte, so sammelten sie sich zwar beide als Wall an den Deckglasrändern oder um Luftblasen herum an, aber nicht unmittelbar an der Grenze zwischen Luft und Wasser, sondern jede Form in einer anderen Entfernung von der Sauerstoffquelle, die Anophrys näher, die Spirillen etwas entfernter von der Grenze. So kam das Sauerstoffoptimum für beide auf die deut-

[1]) Jean Massart: „Recherches sur les organismes inférieurs.“ In Bulletins de l'acad. royale de Belgique, 3me série, t. 22, 1891.

lichste Weise in der Entfernung ihrer Anhäufung von der Sauerstoffquelle zum Ausdruck (Fig. 219 *I* u. *II*).

Unter den Wimperinfusorien sind die chemotaktischen Erscheinungen früher weniger bekannt gewesen, doch hat bereits Massart auch hier für einige Formen chemotaktische Eigenschaften gegenüber verschiedenen Stoffen nachweisen können. Es sei z. B. noch die negative Chemotaxis der bereits genannten Infusorienform Anophrys gegen Kochsalz angeführt, die sich in sehr einfacher Weise anschaulich machen läfst. Massart legte an den Rand eines Tropfens, in dem sich zahlreiche Anophrys befanden, einige Kochsalzkriställchen und verband den Tropfen auf der gegenüberliegenden Seite durch

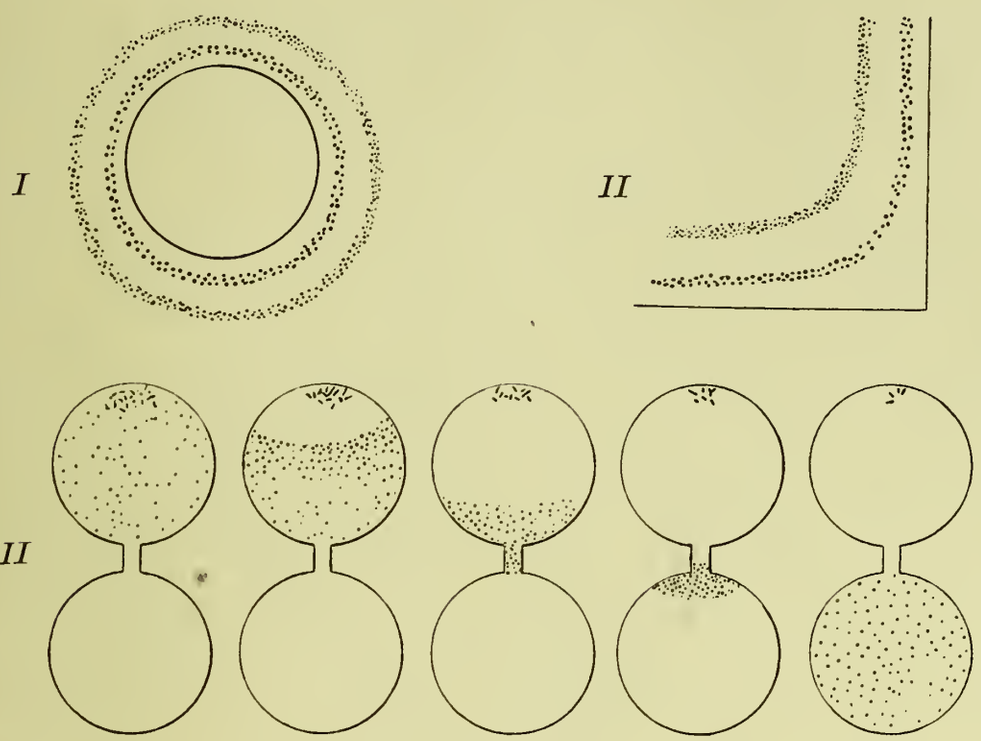


Fig. 219. Chemotaxis von Bakterien und Infusorien. *I* Luftblase unter dem Deckglas, umgeben von zwei Zonen, von denen die nähere aus Anophrys, die entferntere aus Spirillen besteht. *II* Rand des Deckglases. Anophrys und Spirillen bilden die gleichen Zonen. *III* Zwei Wassertropfen, die durch eine Wasserbrücke miteinander verbunden sind. Im oberen Tropfen liegt Kochsalz. Die im Tropfen befindlichen Anophrys wandern in den reinen Wassertropfen über, je mehr sich das Kochsalz löst. Nach Massart.

eine schmale Wasserbrücke mit einem gleichgrofsen Tropfen destillierten Wassers (Fig. 219 *III*). Die Folge war, dafs die Infusorien die Stelle, wo das Kochsalz lag, um so mehr flohen, als das Salz sich löste und in seine Umgebung diffundierte, bis sie schliefslich sämtlich durch die schmale Verbindung in den anderen Tropfen hinübergewandert waren.

Vor einigen Jahren hat Jennings[1]) sehr umfassende und systematische Untersuchungen über die Chemotaxis der Paramäcien gemacht und dabei eine Methode angewandt, die in mancher Beziehung grofse Vorteile bietet. Jennings stellt die Versuche auf dem Objektträger unter einem grofsen Deckglase an, das von zwei Glas-

[1]) Jennings: „Studies on Reactions to stimuli in unicellular Organisms. I. Reactions to chemical, osmotic and mechanical stimuli in the ciliate Infusoria.“ In Journal of Physiology Vol. 21, 1897.

stäbchen unterstützt ist, so dafs eine ziemlich dicke Schicht Wasser mit Paramäcien zwischen Objektträger und Deckglas sich befindet. In diese Schicht, die frei sein mufs von allen Beimengungen, bringt er mittels einer zu kapillarer Spitze ausgezogenen Pipette vorsichtig einen Tropfen der Lösung, die auf ihre chemotaktischen Wirkungen untersucht werden soll (Fig. 220 *A*). Die Stoffe dieser Lösung diffundieren alsbald in die umgebende Flüssigkeit, in der sich die Paramäcien gleichmäfsig zerstreut bewegen. Dadurch werden je nach der Wirkungsart der betreffenden Stoffe ganz charakteristische Wirkungen unter dem Deckglas erzielt. Sind die betreffenden Stoffe unwirksam, wie z. B. Zuckerlösungen, so schwimmen die Paramäcien ungestört in den Tropfen hinein, und nach wenigen Sekunden ist die gleichmäfsige Verteilung der Infusorien unter dem Deckglas wieder hergestellt. Wirkt der Tropfen negativ chemotaktisch, wie z. B. die Alkalien, so bildet sich an der betreffenden Stelle ein Kreis, der vollkommen frei ist von Paramäcien (Fig. 220 *A*). Wirkt der Tropfen aber positiv chemotaktisch, wie z. B. die meisten Säuren, so schwimmen sämtliche Paramäcien, die sich unter dem Deckglas befinden, in den Tropfen hinein (Fig. 220 *B*). Ist die wirksame Substanz dabei in einer Konzentration im Tropfen enthalten, die über dem Optimum liegt, so sammeln sich die Infusorien in einer Ringzone um den Flüssigkeitstropfen an (Fig. 220 *C*). Auffallend ist es, dafs die Paramäcien, wie nach anderen Säuren, so auch nach Kohlensäure positiv chemotaktisch sind. Bringt man unter das Deckglas eine Blase chemisch reiner Kohlensäure und gleichzeitig zur Kontrolle eine gewöhnliche Luftblase, so sammeln sich die Paramäcien in dichter Masse um die Kohlensäureblase, während sie die Luftblase frei lassen (Fig. 220 *D*). In demselben Mafse aber, wie die Kohlensäure in das Wasser hinein diffundiert und sich zu einer über das Optimum hinausgehenden Konzentration anhäuft, ziehen sich die Paramäcien in geschlossenem Kreise von der Kohlensäureblase zurück, weil sie gegen höhere Konzentrationen von Kohlensäure negativ chemotaktisch sind. Dadurch entstehen dann sehr charakteristische Bilder (Fig. 220 *E*). Da ferner die Paramäcien, wie alle Organismen, auch selbst Kohlensäure produzieren, so werden dort, wo sich viele Paramäcien aus irgend einem Grunde angesammelt haben, immer noch mehr Individuen durch die von der Versammlung produzierte Kohlensäure herbeigelockt. Wir haben hier also einen sehr interessanten Fall von Gesellschaftsbildung einfach auf Grund positiver Chemotaxis. In der Tat kann man durch Übertragung eines Tropfens reinen Wassers aus einer solchen Ansammlung unter ein anderes Deckglas mit Paramäcien eine neue chemotaktische Ansammlung derselben erzielen, von der Art, wie sie Fig. 220 *D* zeigt.

Schliefslich geben uns die chemotaktischen Erscheinungen ein Mittel an die Hand, um uns annähernd einen Begriff davon zu machen, wie verschwindend kleine Reizgröfsen es sind, die auf die lebendige Substanz noch eine sichtbare Wirkung auszuüben im stande sind. Pfeffer fand in seinen Versuchen, dafs die Farnkrautspermatozoën noch eine deutliche Chemotaxis bekundeten, wenn er das Kapillarröhrchen mit einer Lösung von 0,001 % Apfelsäure beschickt hatte. Bedenkt man nun, dafs die Apfelsäure erst in den Tropfen diffundieren mufs, um ihre chemotaktische Wirksamkeit zu entfalten, so ergibt sich, dafs die Menge, welche auf die Spermatozoën einwirkt, eine

noch weit geringere sein mufs. Allein noch nicht genug. Um eine chemotaktische Wirkung zu erzeugen, kommt es ja nicht darauf an, dafs eine bestimmte Menge des betreffenden Stoffes in der Umgebung des Organismus gleichmäfsig verteilt ist, sondern darauf, dafs ein Konzentrationsabfall von einer Stelle her stattfindet. Es ist also die Gröfse der Differenz in der Konzentration an den beiden Enden des Spermatozoons, welche für das Zustandekommen der chemotaktischen

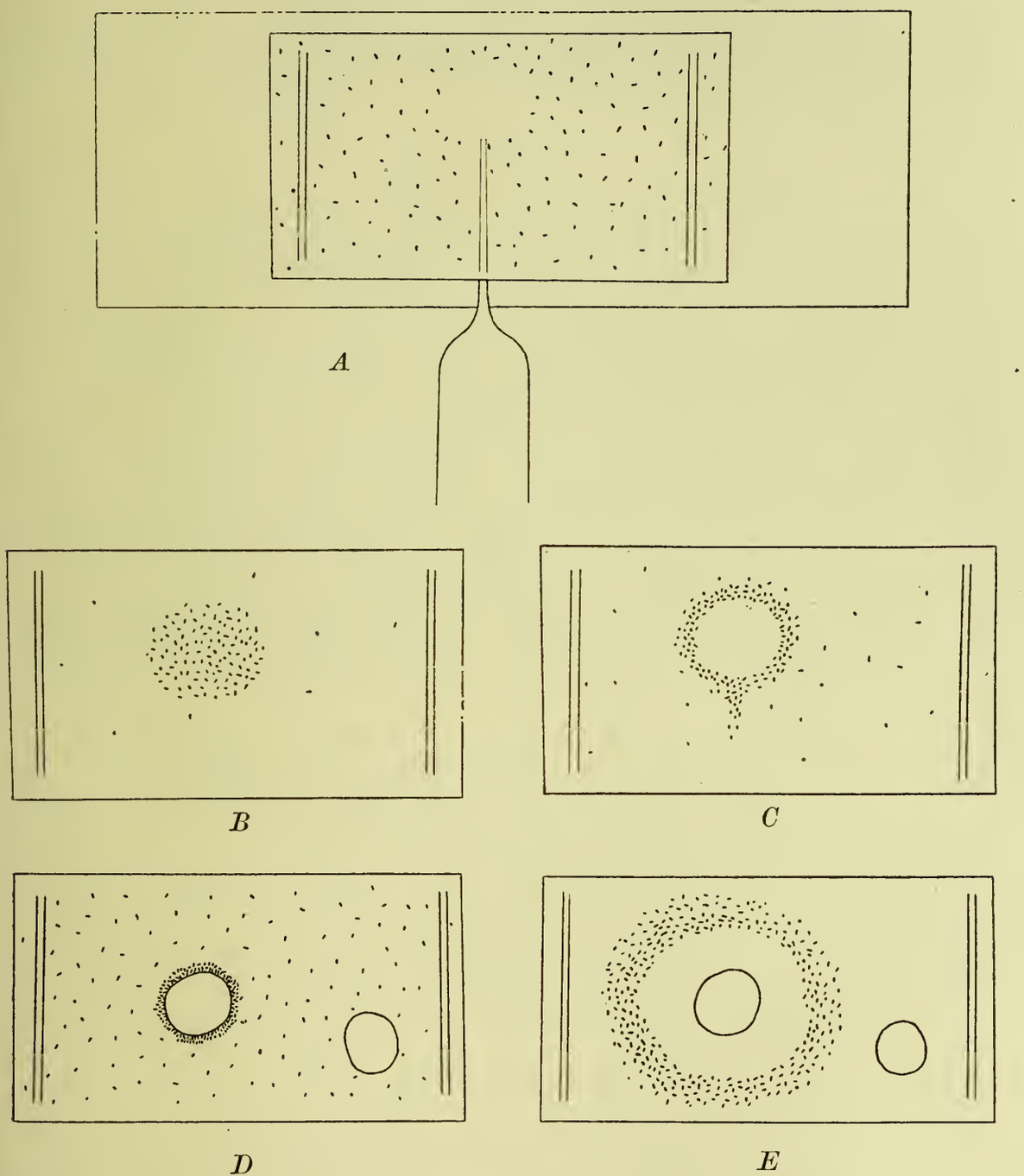


Fig. 220. Chemotaxis von Paramaecium aurelia. *A* Chemotaktisches Deckglaspräparat: Mit einer Kapillarpipette ist ein Flüssigkeitstropfen unter das Deckglas geführt worden, der negativ chemotaktisch wirkt. *B* Positiv chemotaktische Ansammlung. *C* Desgleichen bei zu hoher Konzentration der betreffenden Lösung: Die Paramäcien haben sich ringförmig im Optimum der Konzentration angesammelt. *D* Eine Kohlensäure- und eine Luftblase sind unter dem Deckglas: Die erstere (links) wirkt positiv chemotaktisch; die letztere ist indifferent. *E* Dasselbe Präparat einige Minuten später: Die Kohlensäure ist in das umgebende Wasser diffundiert und hat durch ihre zu hohe Konzentration die Paramäcien vertrieben bis dahin, wo sie ihr Kohlensäureoptimum finden. Nach Jennings.

Wirkung maſsgebend ist. Da aber der Spermatozoënfaden nur die winzige Länge von 0,015 mm besitzt, so kann man sich ungefähr eine Vorstellung machen, wie ganz auſserordentlich gering die Konzentrationsdifferenz an beiden Polen des Spermatozoons, mithin die Reizgröſse sein muſs, die noch eine chemotaktische Wirkung hervorruft. So geben uns gerade die chemotaktischen Erscheinungen und, wie wir sehen werden, auch die analogen Erscheinungen aus der Wirkungssphäre anderer Reize besser als alle übrigen Reizwirkungen eine Vorstellung davon, wie überaus schwache Reize noch eine merkliche Wirkung auf die lebendige Substanz hervorrufen. Die lebendige Substanz ist ein ganz auſserordentlich feines Reagens auf die geringsten Einwirkungen.

2. Barotaxis.

Alle mechanische Reizung der lebendigen Substanz besteht in einer Veränderung der Druckverhältnisse, unter denen sie sich befindet. Von der Einwirkung der kontinuitätstrennenden Zerquetschung oder Zerschneidung an bis zur leisesten Berührung und bis zur feinsten Abstufung des Luft- oder Wasserdruckes kann jede Veränderung der Druckverhältnisse als Reiz wirken. Bei einseitiger Einwirkung von Druckreizen, also in allen den Fällen, wo Druckdifferenzen an zwei verschiedenen Stellen des Körpers eines Organismus bestehen, sehen wir daher der Chemotaxis entsprechende Erscheinungen zu stande kommen, die wir, da sie sämtlich das Gemeinsame haben, daſs sie durch ungleichseitig wirkenden Druck (*βάρος*) hervorgerufen werden, als „Barotaxis“ bezeichnen können. Auch die Barotaxis, von der wir je nach der Art des Druckes verschiedene Arten unterscheiden können, kann eine positive oder negative sein, je nachdem der Organismus sich nach der Seite des höheren oder niederen Druckes hinwendet.

Unter „Thigmotaxis“ können wir alle diejenigen Fälle der Barotaxis zusammenfassen, die durch mehr oder weniger starke Berührung der lebendigen Substanz mit festeren Körpern zu stande kommen. Die einfachste Form derselben zeigen uns die nackten Protoplasmamassen, wie Rhizopoden, Leukocyten etc., und zwar liefern diese uns gerade ausgezeichnete Beispiele dafür, wie die schwache Berührung positive, die heftige Berührung negative Thigmotaxis hervorruft, wie also auch hier analog der Chemotaxis die verschiedene Intensität des Reizes von wesentlicher Bedeutung ist. Lassen wir z. B. einen marinen Rhizopoden, etwa den schon mehrfach erwähnten Orbitolites (Fig. 102 pag. 254), ruhig in einem Glasschälchen mit Seewasser liegen, so beginnen nach einiger Zeit aus den kleinen Löchern der Kalkschale Pseudopodien herauszutreten, die, zunächst ganz kurze Fädchen vorstellend, frei im Wasser flottieren. Bald aber, indem sie länger und schwerer werden, senken sie sich mit den Enden auf die Unterlage, haften mittels eines feinen Sekrets hier fest, und nun beginnt das Protoplasma lebhaft auf der Unterlage entlang zu strömen, ohne sich je wieder frei ins Wasser zu erheben. Die lebendige Substanz der Rhizopoden verhält sich also der leisen Berührung mit der Unterlage gegenüber positiv thigmotaktisch und wendet sich der Unterlage zu. Die Ausstreckung und reiche Ausbreitung der Pseudopodien findet, abgesehen von den freischwimmenden Radiolarien, Heliozoën etc., immer im Kontakt mit irgend einem Körper,

sei es mit der Unterlage, sei es mit dem Deckglas oder dem Oberflächenhäutchen des Wassers, sei es schliefslich mit irgend welchen im Wasser liegenden Gegenständen, statt. Umgekehrt können wir durch starke mechanische Reizung der Spitze eines lang ausgestreckten Orbitoliten-Pseudopodiums, am besten, wenn wir es mit einer Nadel drücken oder mit einem Messer an der Spitze durchschneiden, eine negative Thigmotaxis seiner lebendigen Substanz hervorrufen, indem sich das Protoplasma an der Reizstelle zu kleinen Kügelchen und Spindelchen zusammenballt und von der Reizstelle hinwegströmt (Fig. 221)[1]). Noch deutlicher ist die gleiche Erscheinung bei einer schneller reagierenden Rhizopodenform des süfsen Wassers, der gehäusetragenden Cyphoderia, zu beobachten, wo das Protoplasma des Pseudopodiums von der Reizstelle sich mit grofser Geschwindigkeit zurückzieht (Fig. 222).

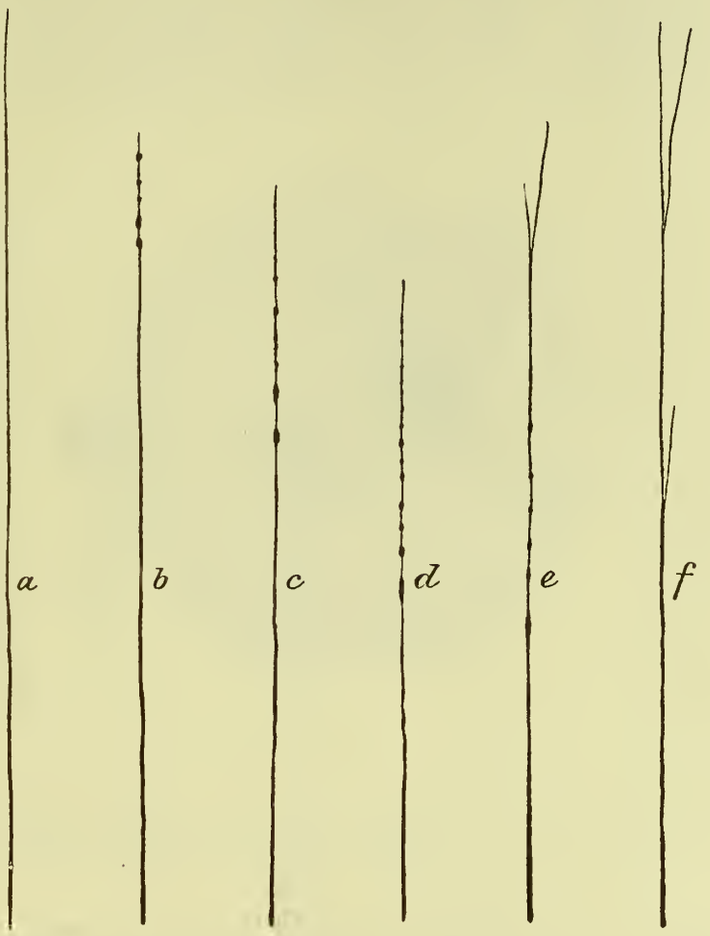


Fig. 221. Pseudopodium von Orbitolites, in *a* bei * durchschnitten. *b*, *c*, *d*, *e*, *f* aufeinanderfolgende Stadien der Reizwirkung.

Die thigmotaktischen Erscheinungen sind weit verbreitet. Am bekanntesten sind sie im Pflanzenreich bei den Schlingpflanzen und Rankengewächsen, deren Stengel und Ranken sich den Gegenständen, mit denen sie in Berührung kommen, zuwenden, um in stetem Kontakt mit ihnen weiter zu wachsen (Fig. 223). Allein, schon in dem ziemlich gleichmäfsig gebauten Zellenstaat der Pflanze sind die Verhältnisse so kompliziert, dafs sich bei diesen Erscheinungen das Verhalten der lebendigen Substanz in der einzelnen Zellulosekapsel gegenüber dem Reiz nicht ohne weiteres übersehen läfst, so dafs wir bisher noch nicht sicher wissen, in welcher Weise die einzelne Zelle an dem Zustandekommen der thigmotaktischen Rankenkrümmung beteiligt ist.

An den Spermatozoën der Küchenschabe (Periplaneta orientalis) hat Dewitz[2]) eine positive Thigmotaxis entdeckt. Bringt man die Spermatozoën dieses Tieres in eine Kochsalzlösung von 0,6 %

---

[1]) Verworn: „Die Bewegung der lebendigen Substanz. Eine vergleichend-physiologische Untersuchung der Kontraktionserscheinungen.“ Jena 1892.

[2]) J. Dewitz: „Über Gesetzmäfsigkeit in der Ortsveränderung der Spermatozoën und in der Vereinigung derselben mit dem Ei.“ In Pflügers Arch. Bd. 38, 1886.

zwischen Objektträger und Deckglas, so haben sich nach kurzer Zeit alle Individuen teils auf der Unterseite des Deckglases, teils an der Oberfläche des Objektträgers angesammelt und beschreiben hier durch den Schlag der Geifsel kreisförmige Bogen, deren Richtung ausnahmslos dem Sinne der Uhrzeigerbewegung entgegengesetzt ist. Die Dicke der Flüssigkeitsschicht bleibt vollständig frei von den Spermatozoën, welche die Flächen des Glases, nachdem sie dieselben einmal erreicht haben, nicht wieder verlassen. Legt man eine Kugel in den Tropfen, so wird auch die Kugeloberfläche von ihnen aufgesucht. Auch wenn man eine mit Spermatozoën bevölkerte Kochsalzlösung in den Hohlraum einer Kugel bringt, ist nach kurzer Zeit die ganze Innenfläche von ihnen bedeckt und die Mitte der Flüssigkeit völlig verlassen. Die ausgesprochene Thigmotaxis dieser Spermatozoën ist ähnlich wie die positive Chemotaxis vieler anderer von gröfster Bedeutung für die Befruchtung der Eier.

Fig. 222. Cyphoderia mit lang ausgestreckten Pseudopodien. Bei ➵ gereizt. Das Protoplasma fliefst von der Reizstelle weg.

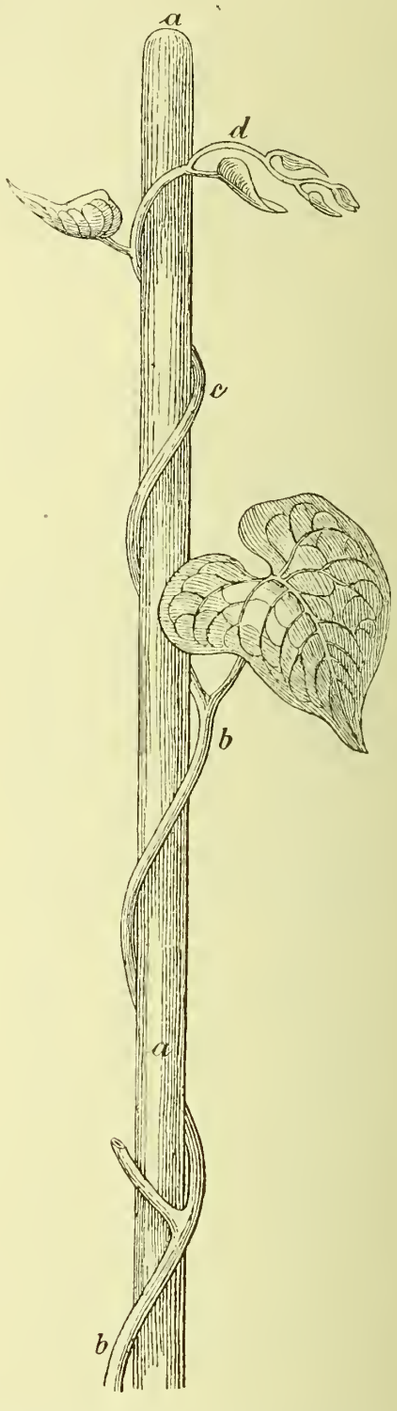
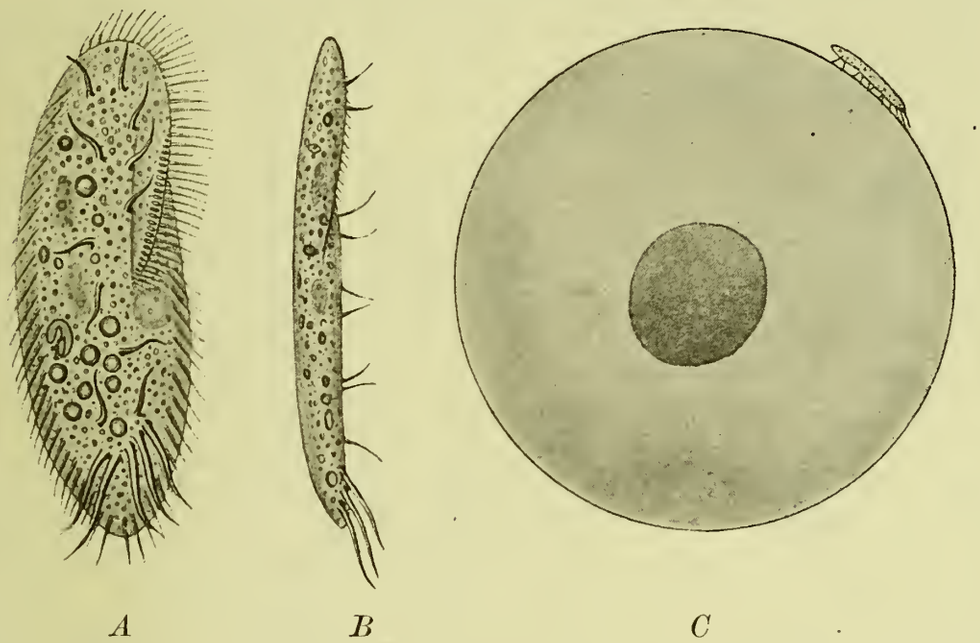


Fig. 223. Positive Thigmotaxis einer Pflanze. *a* Stab, *b*, *b*, *c*, *d* Ranken. Nach Sachs.

Ein Gegenstück zu diesem Verhalten der Spermatozoën von

Periplaneta liefert uns folgende Beobachtung an der Wimperinfusoriengattung Oxytricha, deren flacher, biegsamer Körper an seiner Unterseite mit Wimpern besetzt ist, die das Infusor ähnlich wie eine Assel als Beine benutzt, um damit auf den Gegenständen im Wasser umherzulaufen. Immer sieht man diese Infusorien auf dem Objektträger oder am Deckglas oder auf Schlammteilchen, die im Wasser liegen, geschäftig und rastlos umherlaufen, ohne dafs sie jemals von selbst den Kontakt mit diesen Gegenständen verliefsen. Die Episode aus dem Leben einer Oxytricha, um die es sich hier handelt, illustriert aber diese positive Thigmotaxis ganz besonders. Es lagen in einem flachen Schälchen mit Flufswasser einige kugelrunde Eier der Flufsmuschel Anodonta, und gleichzeitig befand sich eine Oxytricha im Wasser. Diese war auf irgend eine Weise beim Eingiefsen in Berührung mit einem der Eier gekommen und rannte nun unermüdlich auf der Kugeloberfläche des Eies umher, ohne dieselbe



A *B* *C*

Fig. 224. Oxytricha, ein Wimperinfusorium. *A* Von unten, *B* von der Seite gesehen, *C* auf einem Muschelei umherlaufend.

verlassen zu können (Fig. 224 *C*), da das Ei nur mit einem Punkte auf der ebenen Unterlage ruhte. Stundenlang lief das Infusor so auf der Eikugel umher und mufs — seinen Weg auf eine gerade Linie übertragen — eine ganz enorme Strecke zurückgelegt haben. Nach vier Stunden endlich war es durch Vermittlung eines Schlammteilchens, das an die isoliert daliegende Eikugel gelangte, in der Lage, seinen Zwangsaufenthalt wieder zu verlassen. Experimente, die darauf mit anderen Oxytrichen künstlich die gleichen Verhältnisse nachahmten, ergaben ganz analoge Resultate.

Einen andern typischen Fall von positiver Thigmotaxis hat Jennings am Paramaecium entdeckt[1]). Bringt man nämlich unter ein Deckglas, unter dem sich zahlreiche Paramäcien gleichmäfsig im Wasser zerstreut befinden, ein Fliefspapierstückchen oder einen anderen Stoff mit rauher Oberfläche, so sieht man, dafs nach einiger

[1]) Jennings: „Studies on Reactions to stimuli in unicellular Organisms. I.“ In Journal of Physiology, Vol. 21, 1897.

Zeit dieser Körper mit einem dichten Saum von Paramäcien besetzt ist, die ihn mit ihren Wimpern berühren, ohne sich vom Platze zu bewegen. Bei Anwendung von stärkeren Vergrößerungen zeigt sich, daſs diejenigen Wimpern, welche in direkter Berührung mit dem Fremdkörper sind, gerade ausgestreckt vollkommen still stehen (Fig. 225 *A*), und daſs auch die Wimpertätigkeit am ganzen übrigen Körperumfange stark herabgesetzt, event. ganz aufgehoben ist. Wir haben hier also eine sehr ausgeprägte Thigmotaxis der Paramäcien vor uns. Bemerkenswert ist übrigens nebenbei, daſs die thigmotaktische Ansammlung der Paramäcien durch ihre Kohlensäureproduktion immer neue Individuen chemotaktisch herbeilockt, so daſs schlieſslich die sämtlichen Individuen des Tropfens (meist schon im Verlauf von 5—10 Minuten) um den Fremdkörper versammelt sind, ohne daſs es den meisten überhaupt möglich wäre, in direkte Berührung damit zu treten, da derselbe von einem undurchdringlichen Wall thigmotaktisch gefesselter Individuen umgeben ist (Fig. 225 *B*). Die Thigmotaxis, welche die zufällig anschwimmenden Individuen veranlaſst zu bleiben, ist nur die erste Ursache für die Ansammlung; die Chemotaxis nach der von ihnen produzierten Kohlensäure macht die Ansammlung dann vollständig.

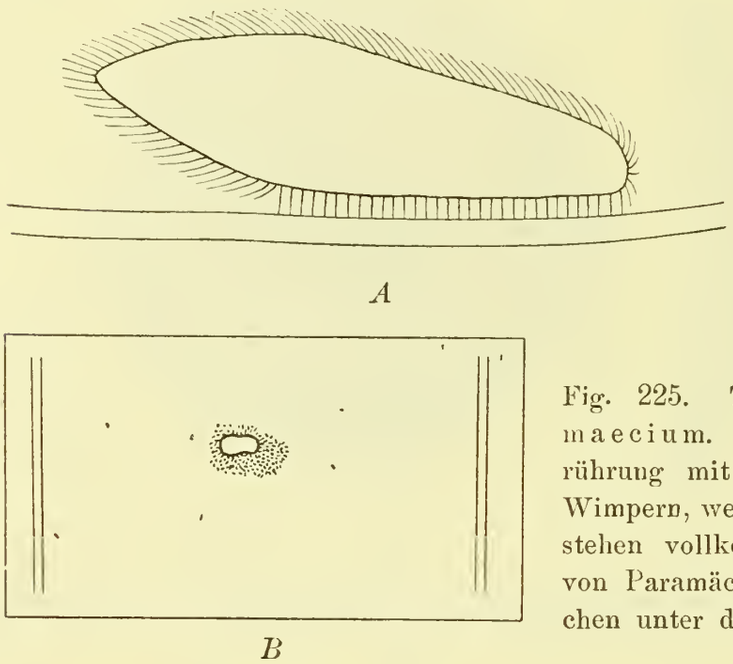


Fig. 225. Thigmotaxis von Paramaecium. *A* Ein Individuum in Berührung mit einer Fliesspapierfaser. Die Wimpern, welche die Faser direkt berühren, stehen vollkommen still. *B* Ansammlung von Paramäcien um ein Fliesspapierstückchen unter dem Deckglas. Nach Jennings.

Kürzlich hat Pütter[1]) eine ausführliche Studie über die Thigmotaxis der einzelligen Organismen veröffentlicht, in der er zeigt, daſs die Thigmotaxis ganz auſserordentlich weit verbreitet in allen Klassen der Protisten vorkommt. Als die beiden charakteristischen Wirkungen der Kontaktreize, welche zum Zustandekommen der thigmotaktischen Erscheinungen wesentlich in Betracht kommen, sieht Pütter einerseits die Beeinflussung der Bewegungsorganoïde (Pseudopodien, Geiſseln, Wimpern) und anderseits die Abscheidung eines klebrigen Sekrets an. Letzteres Moment spielt bei Oscillarien, Diatomeen, Desmidiaceen, Gregarinen und Coccidien eine besonders wichtige Rolle. Sehr interessant sind ferner die Untersuchungen Pütters über die Intensität der thigmotaktischen Reizwirkungen im Vergleich zu den Wirkungen anderer Reize. Pütter hat besonders thermische und galvanische Reize zum Vergleich herangezogen. Dabei hat sich her-

[1]) Pütter: „Studien über Thigmotaxis bei Protisten.“ In Arch. f. Anat. u. Physiol., physiolog. Abt. Supplementband 1900.

ausgestellt, dafs die hemmende Wirkung der schwachen Kontaktreize eine ganz unerwartet starke ist, dafs die thigmotaktischen Infusorien beispielsweise bis zu einem sehr hohen Grade für thermische und galvanische Reize unerregbar sind, dafs sie aber sofort ihre normale Erregbarkeit wieder annehmen, sobald ihr Kontakt mit den festen Gegenständen unterbrochen ist. Bei vielen Organismen (Euglena, Chilodon, Stylonychia, Spirostomum etc.) vermögen selbst die höchsten Temperaturen nicht die Thigmotaxis zu überwinden und die thigmotaktischen Individuen durch Erregung der Wimperbewegung zur Aufhebung ihres Kontakts zu veranlassen. Diese Organismen sterben bei höheren Temperaturen ab, ohne sich aus dem Kontakt zu trennen. Paramaecium dagegen löst sich bei 37° C., wo die Erregung der Wimpertätigkeit bei freischwimmenden Individuen einen ganz ungeheuren Grad erreicht, doch endlich vom Kontakt los und stürmt rasend davon. Hier überwindet also die durch den thermischen Reiz erzeugte heftige Erregung der Wimperbewegung die durch den Kontaktreiz herbeigeführte Hemmung derselben schliefslich doch. Die Interferenz der Thigmotaxis mit der Galvanotaxis und die daraus resultierenden merkwürdigen Erscheinungen werden weiter unten berührt werden.

Eine zweite Form der Barotaxis, bei welcher der Druckreiz nicht wie bei der Thigmotaxis durch Berührung mit einem festen Körper, sondern durch den sanften Strom langsam fliefsenden Wassers erzeugt wird, ist die von Schleicher entdeckte und von Stahl[1]) genauer untersuchte „Rheotaxis", d. h. die Eigentümlichkeit gewisser Organismen, fliefsendem Wasser gegenüber eine der Strömungsrichtung entgegengesetzte Bewegungsrichtung einzuschlagen. Da diese Organismen sich demnach der Seite des Druckreizes zuwenden, so haben wir in der Rheotaxis nur eine spezielle Form der positiven Barotaxis zu erblicken. Die Rheotaxis ist bisher nur bei wenigen Organismen bekannt geworden. Am besten brachte sie Stahl bei Myxomycetenplasmodien, und zwar bei Aethalium septicum, durch folgenden Versuch zur Anschauung. Er hängte einen schmalen Fliefspapierstreifen in ein mit Wasser gefülltes Becherglas, das etwas erhöht aufgestellt war, in der Weise, dafs das eine Ende des Streifens in das Wasser eintauchte, während das andere über den Rand lang nach unten herabhing. Auf einem solchen Streifen besteht, wie man sich durch Anbringen einer Farbstoffmarke überzeugen kann, ein kontinuierlicher, langsamer Wasserstrom, der nach dem herabhängenden Ende gerichtet ist. Dieses Ende legte Stahl auf einen Lohehaufen, in dem sich Plasmodien von Aethalium befanden. Die Folge war, dafs die Plasmodien langsam von dem Lohehaufen an dem Streifen in die Höhe krochen und sich schliefslich über den Becherglasrand hinüber an der Innenseite des Glases abwärts, bis an die Wasseroberfläche hin, ausbreiteten. Durch geeignete Kontrollversuche konnte sichergestellt werden, dafs es in der Tat nur das strömende Wasser war, das den Reiz für diese Erscheinung lieferte.

Leider sind die rheotaktischen Eigenschaften anderer Organismen noch wenig untersucht. Es ist aber sehr wahrscheinlich, dafs die Rheotaxis weiter verbreitet ist. Unter anderem lag es nahe, anzunehmen, dafs auch die menschlichen Spermatozoën rheotaktisch sind

[1]) Stahl: „Zur Biologie der Myxomyceten." In Bot. Zeitung 1884.

und vermöge ihrer Rheotaxis den Weg zur Eizelle finden, denn wenn die Spermatozoën in die Uterushöhle des Weibes hineingelangt sind, so treffen sie hier auf einen ihnen entgegenkommenden Strom schleimiger Flüssigkeit, da das Flimmerepithel, welches die Uterushöhle auskleidet, eine nach dem Muttermunde hin gerichtete Schlagrichtung besitzt, mithin einen nach aufsen gerichteten Strom erzeugt. Dafs es eine Chemotaxis der Spermatozoën nach dem Ei wäre, welche ihnen in diesem Falle den Weg wiese, wird sehr unwahrscheinlich, wenn man bedenkt, dafs die Spermatozoën auch dann im Uterus in die Höhe wandern, wenn das Ei den Eierstock-Follikel noch gar nicht verlassen hat. In der Tat ist es denn auch Roth [1]) gelungen, experimentell zu zeigen, dafs die Spermatozoën und ebenso gewisse Bakterien rheotaktisch sind, indem er unter dem Deckglas eine schwache kontinuierliche Strömung erzeugte und dabei sah, dafs diese einzelligen Organismen sich der Strömung entgegen bewegten. Für Spermatozoën des Hundes speziell hat Herr Winterstein kürzlich in anderweitig nicht veröffentlichten Versuchen diese Angaben Roths bestätigen können. Es liegt auf der Hand, welche grofse biologische Bedeutung der Rheotaxis der Spermatozoën bei den höheren Wirbeltieren zukommt, und diese Bedeutung wird, wie Kraft [2]) hervorhebt, noch erhöht dadurch, dafs der Flüssigkeitsstrom im Uterus resp. Eileiter gewissermafsen eine Selektion unter den Spermatozoën ausübt, indem er nur den kräftigen Exemplaren gestattet, sich den Weg aufwärts, den Weg zur Befruchtung zu erringen. Die Schwächlinge bleiben auch hier zurück, ohne ihr Ziel zu erreichen.

Als eine dritte Form der Barotaxis schliefslich haben wir die „Geotaxis“ aufzufassen, d. h. die Erscheinung, dafs sich gewisse Organismen mit ihrer Medianachse in ganz bestimmter Richtung zum Erdmittelpunkt einstellen und bewegen. Den Druckreiz liefern in diesem Falle die minimalen Druckdifferenzen, welche sich sowohl im Wasser als auch in der Luft an Punkten verschiedener Höhe finden.

Die geotaktischen Erscheinungen sind am längsten in der Botanik bekannt, denn die Pflanzen sind sämtlich in ausgezeichneter Weise geotaktisch. Die Wurzeln wachsen dem Erdmittelpunkt zu und sind positiv-geotaktisch, die Stengel und Stämme wachsen vom Erdmittelpunkt weg, sind also negativ-geotaktisch, und schliefslich sehen wir in dem Verhalten der Blätter und in vielen Fällen der Zweige, die stets im wesentlichen tangential zur Erdoberfläche wachsen, eine transversale Geotaxis.

An freilebenden Zellen sind besonders von Schwarz [3]), Aderhold [4]), Massart [5]), Jensen [6]) und Sosnowski [7]) geotaktische Eigenschaften fest-

[1]) Roth: „Über das Verhalten beweglicher Mikroorganismen in strömender Flüssigkeit.“ In Deutsche med. Wochenschr. 1893, Nr. 15.

[2]) H. Kraft: „Zur Physiologie des Flimmerepithels bei Wirbeltieren.“ In Pflügers Arch. f. d. ges. Phys. Bd. 47. 1890.

[3]) F. Schwarz: „Der Einfluss der Schwerkraft auf die Bewegungsrichtung von Chlamydomonas und Euglena.“ In Sitzungsber. d. Deutschen bot. Ges. Bd. II, Heft 2.

[4]) Aderhold: „Beiträge zur Kenntnis richtender Kräfte bei der Bewegung niederer Organismen.“ In Jenaische Zeitschr. f. Naturwiss. 1888.

[5]) Massart: „Recherches sur les organismes inférieurs.“ In Bulletin de l'acad. royale de Belgique 3me série, t. XXII, 1891.

[6]) Paul Jensen: „Über den Geotropismus niederer Organismen.“ In Pflügers Arch. Bd. 53, 1892.

[7]) Sosnowski: „Untersuchungen über die Veränderungen des Geotropismus bei Paramaecium aurelia.“ In Bull. internat. de l'académie des sciences de Cracovie, Mars 1899.

gestellt worden, indem sie fanden, dafs Infusorien und Bakterien in Glasgefäfsen mit Wasser teils in die Höhe steigen und sich ansammeln, teils die Tiefe aufsuchen und sich am Boden scharen. Bringt man z. B. in eine senkrecht stehende Glasröhre Wasser, in dem sich zahlreiche Paramäcien befinden, so steigen diese Infusorien, wie Jensen fand, in kurzer Zeit in die Höhe und sammeln sich am oberen Ende an (Fig. 226), mag dasselbe offen oder verschlossen sein. Die Paramäcien sind also negativ-geotaktisch. Umgekehrt verhalten sich, wie Massart beobachtete, manche Bakterienformen, die sich bei gleicher Versuchsanordnung am unteren Ende der Röhre versammeln. Diese Bakterien sind demnach positiv-geotaktisch. Übrigens hat Sosnowski gezeigt, dafs sich auch die sonst immer negativ-geotaktischen Paramäcien künstlich positiv-geotaktisch machen lassen, wenn sie unter gewisse Temperaturen gebracht oder mechanisch durch Schütteln gereizt werden, doch spielt bei dieser Umwandlung der negativen in die positive Geotaxis auch der Zustand und das Alter der Paramäcienkultur eine Rolle, die noch weiterer Autklärung bedarf.

Fig. 226. Glasröhrchen mit Paramäcien, die sich infolge ihrer negativen Geotaxis am oberen Ende angesammelt haben. Nach Jensen.

Man hat sich bis in die neueste Zeit entweder gar keine oder halb mystische Vorstellungen darüber gemacht, wie die Schwerkraft die geotaktischen Erscheinungen erzeuge, bis Jensen zeigte, dafs es die Druckdifferenzen an den Punkten verschiedener Höhe sind, welche diese Wirkungen hervorrufen. Bekanntlich ist der hydrostatische Druck in einer Wassersäule oben bedeutend geringer als unten. Der höhere Druck wirkt daher z. B. auf die Paramäcien als Reiz und veranlafst sie, sich von den Stellen höheren Druckes abzuwenden und die Stellen des geringsten Druckes aufzusuchen. Andere Unterschiede sind, wie jede Überlegung ohne weiteres zeigt, zwischen dem oberen und dem unteren Teil der Flüssigkeitssäule in der senkrecht stehenden Glasröhre nicht vorhanden. Ein unbefangener Beobachter mufs also sofort in den geotaktischen Erscheinungen eine Druckwirkung erkennen. Dafs sie das aber in der Tat auch sind, konnte Jensen durch Versuche auf der Zentrifugalscheibe zeigen, indem er in horizontal liegenden Röhren, in denen unter gewöhnlichen Verhältnissen keine geotaktische Ansammlung der Paramäcien eintreten kann, durch Zentrifugieren in der Richtung des Zentrifugalscheiben-Radius den Druck am peripheren Ende gegenüber dem zentralen Ende steigerte und so künstlich die Verhältnisse nachahmte, die nach den Gesetzen der Erdschwere in einer senkrecht stehenden Röhre herrschen. Der Erfolg war der, dafs sich auch auf der Zentrifuge die Paramäcien bei nicht zu schnellem Drehen an den Stellen des niedrigeren Druckes, d. h. an dem zentralen Ende der Röhre, ansammelten, eine Erscheinung, die Jensen der Geotaxis als „Zentrotaxis“ an die Seite stellt. Die Ansammlung stellt sich mit derselben, ja, bei geeigneter Geschwindigkeit häufiger mit noch gröfserer Sicherheit ein wie in der senkrecht stehenden Röhre. Wird zu schnell zentrifugiert, so werden natürlich die Infusorien passiv als spezifisch schwerere Körper nach der Peripherie hin geschleudert.

Wir müssen schliefslich auch die Geotaxis der höheren Pflanzen,

die in der Botanik so lange Zeit eine eigene Stellung eingenommen hat, als einen speziellen Fall der barotaktischen Erscheinungen betrachten, doch liegen hier, wie bei den geotaktischen Erscheinungen der Metazoën, die Verhältnisse insofern etwas anders, als bei beiden besondere Organe, die „Statolithenorgane“ speziell für die Vermittlung der geotaktischen Einstellung differenziert sind. Diese Statolithenorgane, deren Prinzip darin besteht, dafs spezifisch schwerere, bewegliche Körnchen, die immer, der Erdschwere folgend, nach unten streben, durch ihren Druck gewisse Zellen des vielzelligen Körpers mechanisch reizen, sind im Tierreich seit langer Zeit bekannt und neuerdings sind gleichzeitig von Haberlandt [1]) und Němec [2]) die Stärkekörner wie die Statolithen im Tierreich als Vermittler der geotaktischen Erscheinungen im Pflanzenreich nachgewiesen worden.

3. Phototaxis.

Es liegt in der physikalischen Natur der Lichtbewegung, dafs der Lichtstrahl von einer Lichtquelle aus in gerader Richtung durch den Raum sich fortpflanzt und mit der Entfernung an Intensität verliert. Demnach haben zwei in der Richtung eines Lichtstrahls gelegene Punkte verschiedene Lichtintensität, der Punkt, welcher der Lichtquelle näher liegt, gröfsere, der, welcher entfernter gelegen ist, geringere. Der Lichtstrahl erfüllt also in vollkommener Weise die Bedingungen, welche zum Zustandekommen einseitiger Reizung erforderlich sind, ja, es dürfte sogar auf die gröfsten Schwierigkeiten stofsen, Bedingungen herzustellen, unter denen ein Organismus durch Licht allseitig gleichmäfsig gereizt würde. Infolgedessen bringt auch die Lichtreizung sehr ausgesprochene bewegungsrichtende Wirkungen hervor, die als „Phototaxis“ [3]) bezeichnet worden sind und das vollkommene Analogon zur Chemotaxis und Barotaxis bilden.

Am längsten bekannt sind die Erscheinungen der Phototaxis wieder bei den Pflanzen, wie ja die Pflanzenphysiologie wegen der geringeren Komplikation der Objekte sich überhaupt viel früher zu einer methodischen Vollkommenheit entwickeln konnte als die Tierphysiologie. Jeder, der Blumen im Zimmer zieht, hat die Tatsache der positiven Phototaxis täglich vor Augen. Er sieht, wie die im Wachstum begriffenen Teile sich immer und immer wieder dem Lichte

---

[1]) Haberlandt: „Über die Perzeption des geotropischen Reizes.“ In Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. Bd. XIII, 1900. — Derselbe: „Über die Statolithenfunktion der Stärkekörner.“ Ebenda Bd. XX, 1902. — Derselbe: „Zur Statolithentheorie des Geotropismus.“ In Jahrbücher für wiss. Botanik Bd. XXXVIII, 1903.

[2]) Němec: „Über die Art der Wahrnehmung des Schwerkraftreizes bei den Pflanzen.“ In Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. Bd. XVIII, 1900. — Derselbe: „Über die Wahrnehmung des Schwerkraftreizes bei den Pflanzen.“ In Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XXXVI, 1901. — Derselbe: „Die Perzeption des Schwerkraftreizes bei den Pflanzen.“ In Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. Bd. XX, 1902.

[3]) Die frühere Unterscheidung von Heliotropismus und Phototaxis, bei der man mit dem ersteren Wort die Stellung, Biegung und Wendung festgewachsener Organismen, mit dem letzteren die Bewegung freibeweglicher Organismen der Lichtquelle gegenüber bezeichnete, ist nicht nur überflüssig, sondern erweckt auch leicht die falsche Vorstellung, dafs es sich bei beiden um verschiedene Dinge handle. Es ist daher durchaus notwendig, eine solche doppelte Bezeichnungsweise für Vorgänge, denen dasselbe Prinzip zu Grunde liegt, zu vermeiden und die alte, aus rein äufserlichen Gesichtspunkten entsprungene Unterscheidung jetzt, wo wir eine bessere Erkenntnis der betreffenden Vorgänge besitzen, als unwissenschaftlich fallen zu lassen, wie das ja auch schon von manchen Autoren geschehen ist.

zuwenden, und mufs, um eine gerade in die Höhe wachsende Pflanze zu bekommen, den Topf von Zeit zu Zeit umdrehen, damit die phototaktische Krümmung nach der anderen Seite wieder kompensiert wird. Manche Pflanzen sind so ausgesprochen phototaktisch, dafs sie bei hellem Sonnenschein im Garten in einem Tage den ganzen Lauf der Sonne durch ihre phototaktische Krümmung begleiten. Wer z. B. an einem schönen Sommertage ein Beet von blauen Gentianen beobachtet, sieht, dafs die Pflanzen ihre prachtvollen Blüten sämtlich mit der breiten offenen Fläche der Sonne zukehren und die langsame Bewegung der Sonne in dieser Stellung verfolgen, so dafs ihre Blüten am Abend fast die entgegengesetzte Richtung haben, wie am Morgen. Bei manchen Pflanzen wird, wie Stahl[1]) an Schachtelhalmen gezeigt hat, die Wachstumsrichtung bereits an der Sporenzelle durch das Licht in sehr interessanter Weise beeinflufst, indem bei der Teilung der Sporenzelle die erste Scheidewand, welche sie in zwei Teile zerschnürt, senkrecht zur Richtung der auffallenden Lichtstrahlen gebildet wird, und zwar macht sich schon hier ein charakteristischer Unterschied in der Art der Phototaxis beider Hälften bemerkbar, so dafs die Rhizoïdzelle, aus der die späteren Wurzeln sich entwickeln, stets von der Lichtquelle abgewendet, die Prothalliumzelle, aus der sich die oberirdischen Teile bilden, dagegen der Lichtquelle zugekehrt ist (Fig. 227).

Im Tierreich haben die Untersuchungen von Loeb[2]) und Driesch[3]) ebenfalls weit verbreitet phototaktische Erscheinungen nachgewiesen. Allein, da das Zustandekommen dieser Erscheinungen, wenn es schon beim Zellenstaat der Pflanze nicht ganz übersichtlich ist, noch viel mehr im komplizierten Zellenstaat des Tierkörpers wegen der mannigfaltigen Beteiligung der Sinnesorgane, des Nervensystems, der Bewegungsorgane etc. an Übersichtlichkeit verliert, so ist es zweckmäfsig, wenn wir auch hier wieder unsere Betrachtung vor allem an die einfachsten Verhältnisse, wie sie in der freilebenden Zelle bestehen, anknüpfen.

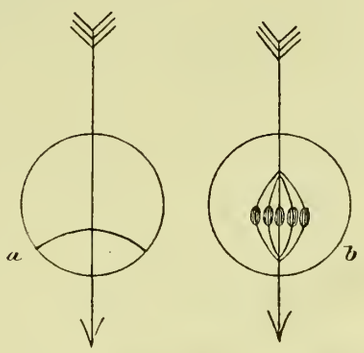


Fig. 227. Teilung der Sporenzelle eines Schachtelhalms unter dem Einflufs des Lichts. Der Pfeil gibt die Richtung der Lichtstrahlen an. *a* Lage der Zellteilungswand, *b* Richtung der Kernteilungsfigur. Nach Stahl.

Von Priestley und Ehrenberg bereits beobachtet, wurden die phototaktischen Erscheinungen der einzelligen Organismen von Nägeli, Hofmeister, Baranetzky, Stahl, Klebs, Cohn und anderen Botanikern weiter verfolgt, aber erst die grundlegenden Arbeiten von Strasburger gaben uns ein genaues Bild von der Gesetzmäfsigkeit dieser Erscheinungen.

Strasburger[4]) machte seine Untersuchungen hauptsächlich an Schwärmsporen von verschiedenen chlorophyllhaltigen Algen und beobachtete ihr Verhalten gegenüber dem einseitig vom Fenster ein-

---

[1]) Stahl: „Einfluſs der Beleuchtungsrichtung auf die Teilung der Equisetum-Sporen.“ In Ber. d. Deutsch. bot. Ges. 1885, Bd. 3.

[2]) Loeb: „Der Heliotropismus der Tiere und seine Übereinstimmung mit dem Heliotropismus der Pflanzen.“ Würzburg 1890.

[3]) Driesch: „Heliotropismus der Hydroïdpolypen.“ In Zool. Jahrb. Bd. 5, 1890.

[4]) Strasburger: „Wirkung des Lichtes und der Wärme auf Schwärmsporen.“ In Jenaische Zeitschr. f. Naturwiss. Bd. 12.

fallenden Lichte im hängenden Tropfen. Dabei zeigten sich bei den Geifselschwärmern der verschiedensten Art im wesentlichen die gleichen Erscheinungen. Als Typus kann uns das Verhalten der Ulothrix-Schwärmer dienen. Im diffusen Tageslicht von einer geringen Intensität eilen diese kleinen Geifselzellen in geraden Bahnen nach dem Rande des Tropfens, welcher dem Lichte zugekehrt ist, und sammeln sich hier in grofsen Scharen an. Steigert man die Intensität des Lichtes, was Strasburger dadurch erreichte, dafs er das Präparat dem Fenster näherte oder direktes Sonnenlicht einwirken liefs, so beginnen von einer bestimmten Intensität an die Schwärmsporen den „positiven Tropfenrand", d. h. den Rand, welcher der Lichtquelle zugekehrt ist, zu verlassen und sich nach dem „negativen", d. h. dem gegenüberliegenden Tropfenrand zu begeben, bis bei weiter gesteigerter Lichtintensität alle am negativen Tropfenrand versammelt sind. Es existiert also ein Lichtintensitätspunkt, dem die Schwärmer zueilen, indem sie sich sowohl von höherer als auch von geringerer Intensität her nach ihm hin begeben, eine Erscheinung, die Strasburger als „Photometrie" bezeichnet. Wir haben hier ein vollständiges Analogon zur Chemotaxis, die bis zu einer bestimmten Konzentration des wirksamen Stoffes positiv ist, von da an aber bei steigender Konzentration negativ wird, so dafs wir auch von einer „Chemometrie" sprechen könnten. Ganz analog den Ulothrix-Schwärmern verhalten sich die Schwärmer von Chaetomorpha, Ulva, Haematococcus und einigen anderen Algen, sowie des Geifselinfusors Chilomonas Paramaecium und die farblosen Schwärmer der Chytridien, die sämtlich bei geringerer Lichtintensität positiv-, bei höherer Intensität negativ-phototaktisch sind. Indessen gibt es auch Formen, die, wie z. B. die Schwärmer von Botrydium granulatum, bei allen Lichtintensitäten positive Phototaxis zeigen.

Diesen Untersuchungen Strasburgers schliefst sich eine ganze Reihe von Beobachtungen anderer Forscher an, die bei den verschiedenartigsten Mikroorganismen phototaktische Erscheinungen feststellen konnten. So untersuchte Stahl[1]) die schon von Hofmeister und Baranetzky beobachtete Phototaxis der Myxomyceten-Plasmodien und fand, dafs junge Plasmodien von Aethalium septicum im Halbdunkel positiv-phototaktisch sind und an die Oberfläche der Gerberlohe kriechen, bei stärkerer Beleuchtung dagegen negativ-phototaktisch werden und wieder in das Innere der Lohehaufen zurückfliefsen. Ferner fand Engelmann[2]) in Bacterium chlorinum und Bacterium photometricum zwei Bakterienformen, die phototaktische Eigenschaften besitzen und sich im Lichte ansammeln. Engelmann[3]), Stahl[4]), Aderhold[5]) und andere[6]) stellten die phototaktischen Erscheinungen auch bei den Diatomeen und Oscillarienfäden fest,

[1]) Stahl: „Zur Biologie der Myxomyceten." In Bot. Zeitung 1884.

[2]) Engelmann: „Zur Biologie der Schizomyceten." In Pflügers Arch. Bd. 26. — Derselbe: „Bacterium photometricum. Ein Beitrag zur vergleichenden Physiologie des Licht- und Farbensinns." In Pflügers Arch. Bd. 30.

[3]) Engelmann: „Über Licht- und Farbenperzeption niederster Organismen." In Pflügers Arch. Bd. 29.

[4]) Stahl: „Über den Einfluss von Richtung und Stärke der Beleuchtung auf einige Bewegungserscheinungen im Pflanzenreich. In Bot. Zeitung 1880.

[5]) Aderhold: „Beitrag zur Kenntnis richtender Kräfte bei der Bewegung niederer Organismen." In Jenaische Zeitschr. f. Naturw. 1888.

[6]) Verworn: „Psycho-physiologische Protistenstudien." Jena 1889.

die sich genau wie die Algenschwärmer verhalten und sehr ausgesprochene Ansammlungen bilden (Fig. 228). Schliefslich wiesen Stahl (l. c.), Klebs[1]) und Aderhold (l. c.) auch bei den Desmidiaceen phototaktische Bewegungen nach und zeigten, dafs diese Algenzellen sich mit ihrer Längsachse parallel zum Einfall der Lichtstrahlen einstellen und sich in dieser Stellung durch Absonderung ihres Sekretes in ihrer eigentümlichen Weise nach der Lichtquelle hin oder bei stärkerer Intensität von der Lichtquelle weg auf der Unterlage fortschieben (Fig. 229), so dafs in einem Präparat mit lebendigen Closterien[2]) oder Pleurotaenien alle Individuen mit ihrer Längsachse parallel untereinander und zur Einfallsrichtung der Lichtstrahlen eingestellt sind. So finden wir, dafs die Phototaxis unter den einzelligen Organismen, soweit sie überhaupt durch Lichtstrahlen reizbar sind, eine weit verbreitete Erscheinung ist.

Nachdem die phototaktischen Erscheinungen festgestellt worden waren, mufste die Frage aufgeworfen werden, ob die verschiedenen Strahlen des Spektrums in gleicher Weise phototaktisch wirksam seien,

Fig. 228.

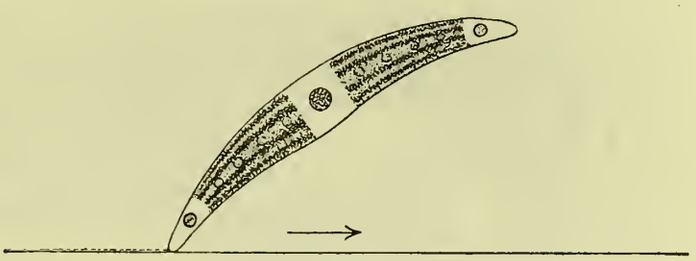


Fig. 229.

Fig. 228. Phototaxis der Diatomeen. In einem Tropfen liegt in der Mitte ein Schlammfetzen, der mit Diatomeen dicht besetzt war. Die Diatomeen sind sämtlich nach dem der Sonne zugekehrten Tropfenrande gekrochen.

Fig. 229. Phototaxis von Closterium. Das Licht fällt von rechts her ein. Der Pfeil gibt die Gleitrichtung des Closteriums an.

eine Frage, die am leichtesten durch Einschaltung von farbigen Gläsern und Lösungen zwischen Lichtquelle und Objekt entschieden werden konnte. Die dabei verwendeten Medien waren so gewählt, dafs sie nur Strahlen eines bestimmten Teiles des Spektrums durchliefsen, so dafs nur Strahlen von gewissen Wellenlängen auf die Organismen fallen konnten (Fig. 230). Auf diese Weise stellte bereits Cohn und später Strasburger fest, dafs allgemein die kurzwelligen Strahlen des Spektrums, also besonders die blauen und violetten, wirksamer sind als die langwelligen, etwa die roten, die bei nicht zu hohen Intensitätsgraden wie völlige Dunkelheit wirken.

Noch ein Punkt verdient schliefslich bei der Besprechung der

---

[1]) Klebs: „Über die Bewegung und Schleimbildung der Desmidiaceen.“ In Biol. Zentralbl. Bd. 5.

[2]) Vergl. pag. 247.

phototaktischen Erscheinungen Erwähnung. Nach unserer ganzen bisherigen Betrachtung und nach Analogie mit den bewegungsrichtenden Wirkungen der anderen Reize liegt es auf der Hand, dafs nur die Differenz in der Intensität der Belichtung an verschiedenen Körperstellen eine bewegungsrichtende Wirkung hervorbringen kann, denn wo der Reiz von allen Seiten in gleicher Intensität auf die Körperoberfläche einwirkt, da fällt der Grund für eine bestimmte Achseneinstellung fort, wie das am deutlichsten bei der allseitigen Einwirkung, chemischer Reize zu beobachten ist. Obwohl diese Überlegung ohne weiteres einleuchtet, haben dennoch einzelne Forscher, wie Sachs, Loeb und Davenport geglaubt, nicht sowohl die Intensitätsdifferenzen als vielmehr die Richtung der Lichtstrahlen für das Zustandekommen der phototaktischen Erscheinungen verantwortlich machen zu sollen. Es ist schwer, sich davon eine Vorstellung zu machen, denn da eine Achseneinstellung nur möglich ist, wo Differenzen an zwei verschiedenen Punkten der Körperoberfläche bestehen, so bleibt es ziemlich unverständlich, wie die „Richtung“ der Strahlen, die an allen Punkten des

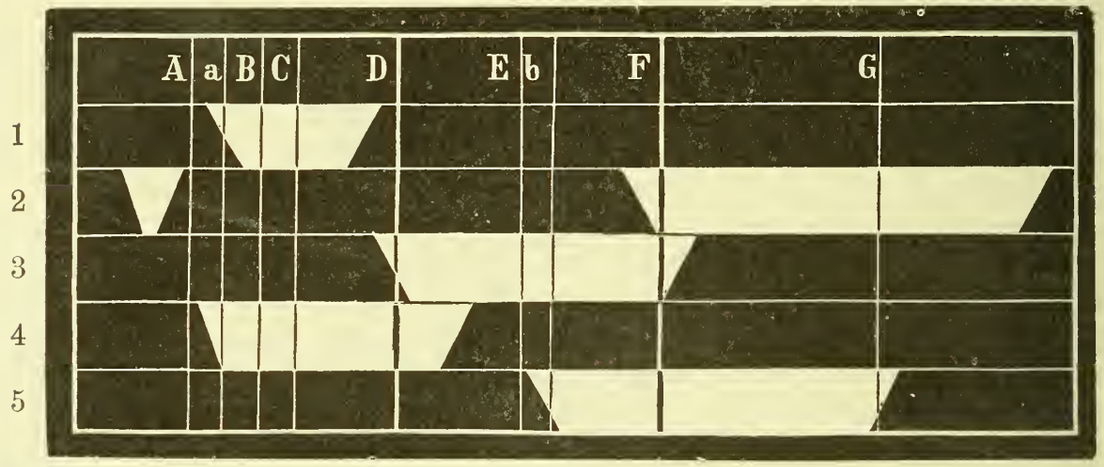


Fig. 230. Spektra von verschiedenen Medien. 1 Spektrum eines roten Glases, 2 Spektrum eines Kobaltglases, 3 Spektrum eines grünen Glases, 4 Spektrum einer Kalibichromatlösung, 5 Spektrum einer Kupferoxyd-Ammoniaklösung.

Körpers dieselbe ist, eine solche Wirkung hervorrufen könnte. In der Natur freilich fällt unter gewöhnlichen Bedingungen die Intensitätsabnahme mit der Richtung der Strahlen zusammen, und infolgedessen sehen wir immer die phototaktischen Bewegungen innerhalb der Richtung der Lichtstrahlen erfolgen. Allein experimentell läfst sich doch der Intensitätsabfall von der Fortpflanzungsrichtung der Lichtstrahlen sehr gut trennen. Eine sehr geeignete Anordnung hat zu diesem Zwecke Oltmanns[1]) mit Benutzung einer bereits von Strasburger verwendeten Idee aufgestellt. Oltmanns stellte sich aus zwei Glasplatten, die unter einem spitzen Winkel von 2^0 zu einander geneigt waren, einen Keil her, indem er den Raum zwischen beiden Platten mit einer von Tusche getrübten Gelatineschicht füllte. Diese Keilplatten liefsen an ihrem dünnen Ende nahezu alles Licht hindurch, während sie an ihrem dicken Ende, wo die Tuschgelatineschicht am dunkelsten war, sehr viel Licht absorbierten. Fällt daher das Licht senkrecht zur Fläche der Keilplatten auf diese auf, so liegt für die

[1]) F. Oltmanns: Über die photometrischen Bewegungen der Pflanzen.“ In Flora, Jahrg. 1892.

in einem dunklen Kästchen dahinter befindlichen Objekte der gröfste Intensitätsabfall senkrecht zur Einfallsrichtung der Lichtstrahlen. Mittels dieser Platten läfst sich denn in der Tat bei Anwendung geeigneter Lichtstärken experimentell beweisen, dafs es nicht die Richtung, sondern lediglich die Intensitätsdifferenz an verschiedenen Stellen der Körperoberfläche ist, welche die phototaktischen Erscheinungen erzeugt, wie das von vornherein bei einfacher Überlegung nicht anders zu erwarten ist.

4. Thermotaxis.

Wie das Licht gestattet auch die Wärme eine sehr leichte Anwendung einseitiger Reizung, da die Wärme, sei es, dafs sie sich durch Leitung, sei es, dafs sie sich durch Strahlung fortpflanzt, immer mit der Entfernung von der Wärmequelle abnimmt, so dafs in der gleichen Richtung von der Wärmequelle an zwei verschiedenen Punkten des Mediums stets Temperaturdifferenzen bestehen.

Die erste Beobachtung thermotaktischer Eigenschaften machte Stahl[1]) an den Plasmodien von Aethalium septicum. Er stellte zwei Bechergläser, deren eines mit Wasser von 7°, deren anderes mit Wasser von 30° gefüllt war, nebeneinander auf und legte einen Streifen Fliefspapier, auf dem sich das Myxomycetenplasmodium ausgebreitet hatte, in der Weise über ihre Ränder, dafs das eine Ende des Plasmodiums in das kühlere, das andere in das wärmere Wasser tauchte. Alsbald fing das Protoplasma des Plasmodiennetzwerkes an, aus dem kühlen Wasser heraus- und in der Richtung nach dem wärmeren Wasser hinüberzuströmen, obgleich es vor dem Versuch die entgegengesetzte Kriechrichtung befolgte. Schliefslich hatte sich die ganze Protoplasmamasse nach dem warmen Wasser hinübergezogen. Wir haben also hier einen Fall von positiver Thermotaxis.

Eine negative Thermotaxis können wir bei Amöben[2]) beobachten, wenn wir auf eine Körperstelle eine Temperatur von mindestens 35° C. einwirken lassen, während der übrige Protoplasmaleib sich unter niedrigerer Temperatur befindet. Das ist mittels geleiteter Wärme kaum zu erreichen. Wir benutzen daher strahlende Wärme und treffen folgende Anordnung. Ein gröfserer Wassertropfen, der viele Amoeba limax enthält, wird auf ein grofses und dünnes Deckglas gebracht und über eine mit schwarzem Papier beklebte Glasplatte gelegt. Das schwarze Papier dieser Platte besitzt in der Mitte einen kleinen, sehr scharfrandigen Ausschnitt. Unter dem Mikroskop, dessen Konkavspiegel so eingestellt ist, dafs er das grelle Sonnenlicht auffängt und durch das Diaphragma reflektiert, wird nach Zwischenschaltung einer undurchsichtigen Platte zwischen Objekttisch und Spiegel bei auffallendem Lichte eine Amöbe gerade so eingestellt, dafs sie im Verfolg ihrer Kriechrichtung über die Grenze des schwarzen Papiers kriechen mufs. Sobald die Amöbe mit ihrem vorderen Ende die Grenze des Ausschnittes überschritten hat, wird plötzlich die undurchsichtige Platte zwischen Spiegel und Objekttisch entfernt, so dafs nun die konzentrierten Sonnenstrahlen auf das vordere Ende der Amöbe fallen, während das hintere sich noch im Schatten des schwarzen Papiers befindet. Die Folge ist, dafs die Amöbe

[1]) Stahl: „Zur Biologie der Myxomyceten.“ In Bot. Zeitung 1894.
[2]) Verworn: „Psycho-physiologische Protistenstudien.“ Jena 1889.

sogleich ihre bisherige Kriechrichtung ändert und wieder in den Schatten zurückfliefst (Fig. 231). Dafs es sich hier um eine reine Wärmewirkung und nicht um eine Lichtwirkung der Sonnenstrahlen handelt, ist ohne weiteres zu entscheiden, wenn man entweder die chemisch wirksamen Lichtstrahlen durch Zwischenschaltung einer absorbierenden Lösung von Jod in Schwefelkohlenstoff oder die Wärmestrahlen durch Einschaltung von Eis- oder Alaunplatten ausschliefst. Im ersteren Falle ist die thermotaktische Wirkung ebenso deutlich wie im reinen Sonnenlicht; im letzteren fehlt sie trotz der grofsen Helligkeit der Beleuchtung. Überhaupt sind die Amöben, wie sich bei genauerer Prüfung zeigt, nicht durch Licht reizbar. Dagegen zeigt eine thermometrische Messung der Temperatur im Tropfen direkt über dem Ausschnitt des schwarzen Papiers, dafs mindestens eine Temperatur von 35° C. erreicht sein mufs, wenn die Wirkung eintreten soll.

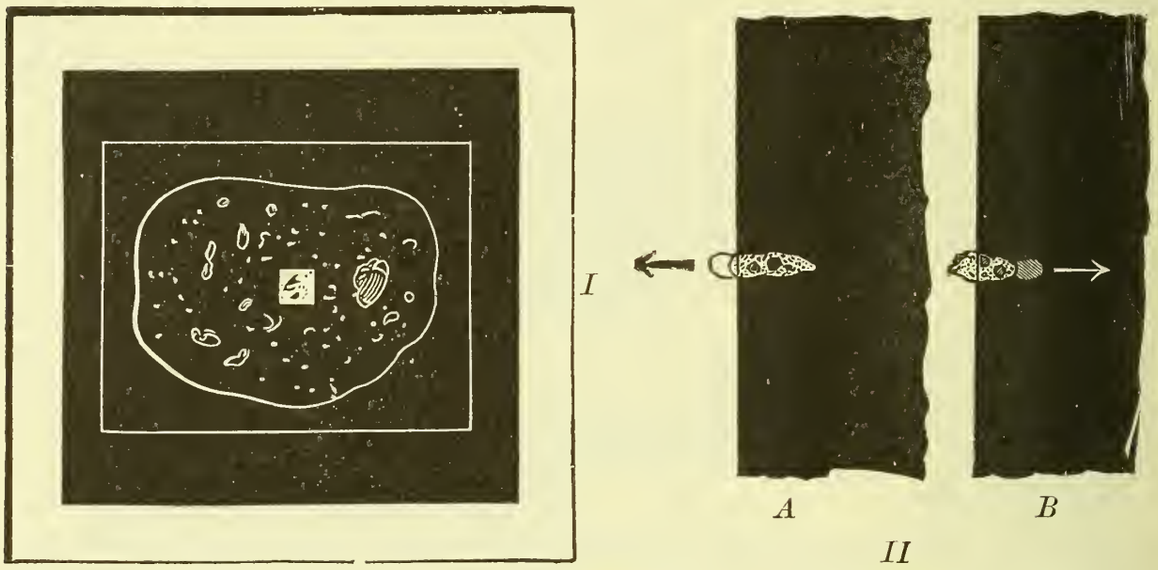


Fig. 231. Negative Thermotaxis der Amöben. *I* Auf einem grofsen Deckglas befindet sich eine Wassermasse mit vielen Amöben. Das Deckglas liegt über einem schwarzen Grunde, der in der Mitte einen scharfen viereckigen Ausschnitt hat. Durch Verschieben des Deckglases kann eine Amöbe gerade so eingestellt werden, dafs sie beim Verfolg ihrer Kriechbahn über die Grenze des Ausschnitts kriecht, *II A*. Wird dann plötzlich das konzentrierte Sonnenlicht vom Mikroskopspiegel durch den Ausschnitt gelassen, so kriecht die Amöbe sofort wieder in das kühle Dunkel zurück, *II B*. Die Pfeile geben die Kriechrichtung an.

Die thermotaktische Wirkung verschiedener Temperaturgrade läfst sich am besten an Wimperinfusorien studieren, die man, wie Paramaecium, in grofsen Massen züchten und zum Versuch benutzen kann. Bringt man auf eine Metallplatte eine kleine Ebonitwanne und breitet auf dieser die paramäcienhaltige Flüssigkeit aus, so kann man durch einseitiges Erwärmen oder Abkühlen mittels Eis an beiden Enden der Flüssigkeitsfläche thermometrisch mefsbare Temperaturdifferenzen herbeiführen, die eine ausgeprägte thermotaktische Wirkung zur Folge haben. Der unten abgebildete, von Mendelssohn konstruierte Apparat gestattet eine Heizung und Abkühlung mit heifsem oder kühlem Wasser (Fig. 233). Mit dieser Methode hat Mendelssohn[1]) in einer Reihe von Arbeiten die Chemo-

[1]) Mendelssohn: „Über den Thermotropismus einzelliger Organismen.“ In Pflügers Arch. f. d. ges. Physiologie Bd. 60, 1895. — Derselbe: „Recherches sur la thermotaxie

taxis von Paramaecium und später auch von verschiedenen anderen Infusorienformen eingehend studiert. Dabei hat sich gezeigt, dafs die

Fig. 232. Thermotaxis von Paramaecium. In einer schwarzen Ebonitwanne von 10 cm Länge befinden sich zahlreiche Paramäcien, die sich bei einseitiger Erwärmung der Wanne auf über 24—28° C. alle nach der kühleren Seite hin bewegen. Nach Mendelssohn.

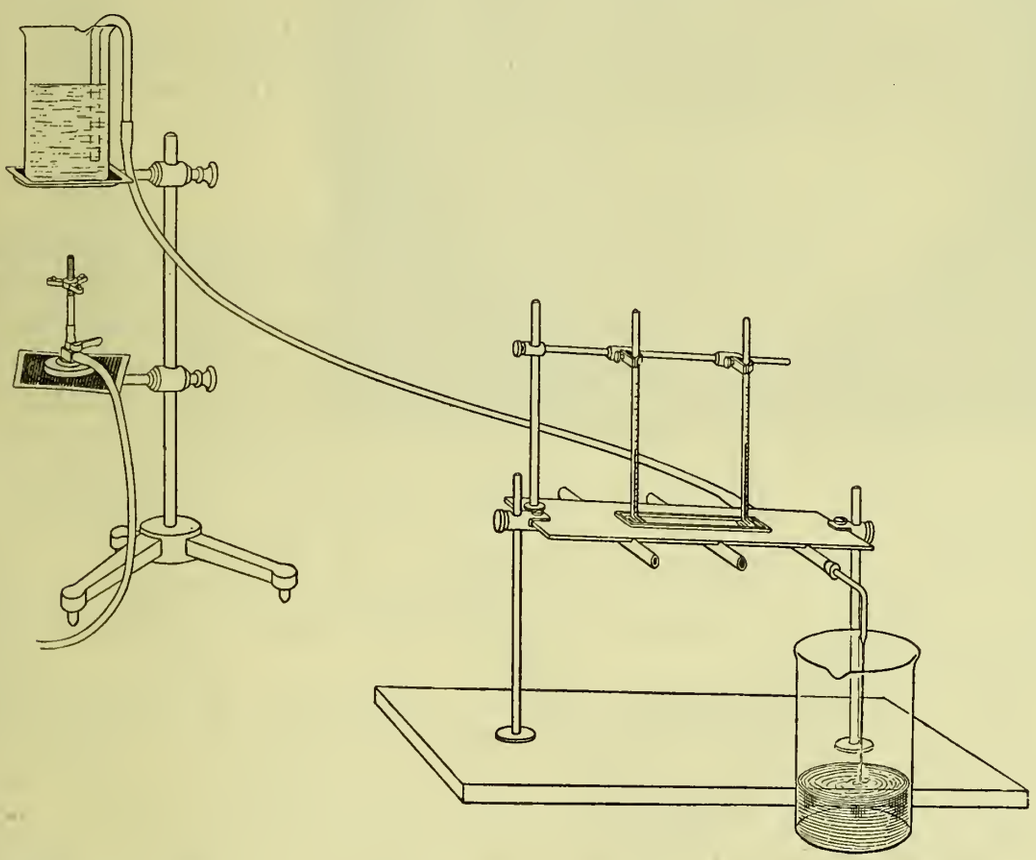


Fig. 233. Apparat zur Untersuchung der Thermotaxis. Auf einer Metallplatte befindet sich, in eine Vertiefung eingelassen, eine flache Wanne aus schwarzem Ebonit (Fig. 232), in der die paramäcienhaltige Flüssigkeit ist. Die Metallplatte besitzt 3 Röhren, durch die von einem Becherglase aus mittels eines Schlauches Wasser von beliebiger Temperatur hindurchgelassen werden kann. Über der Wanne sind an einem Stativ Thermometer angebracht, die in die paramäcienhaltige Flüssigkeit tauchen und es gestatten, die Temperatur, die hier an verschiedenen Stellen herrscht, jeden Augenblick abzulesen. Nach Mendelssohn.

Paramäcien bei Temperaturen von mehr als ca. 24—28° C. negativthermotaktisch sind, d. h. von der wärmeren Seite in Scharen weg-

des organismes unicellulaires.“ In Journ. de physiol. et de pathol. générale 1902. — Derselbe: „Recherches sur l'interférence de la thermotaxie avec d'autres tactismes et sur le mécanisme du mouvement thermotactique.“ Ebenda. — Derselbe: „Quelques considérations sur la nature et le role biologique de la thermotaxie.“ Ebenda.

schwimmen, während sie bei Temperaturen unterhalb dieser Grenze positive Thermotaxis zu erkennen geben, indem sie die abgekühlte Seite verlassen. Wir haben also hier eine der Chemotaxis und Phototaxis, bei der die Organismen ebenfalls einem bestimmten Intensitätsgrade des Reizes sich von beiden Seiten her zuwenden, vollkommen analoge Erscheinung. Wie geringe Temperaturdifferenzen an beiden Körperpolen des Paramaeciums übrigens noch eine thermotaktische Wirkung zu erzielen vermögen, ergibt sich aus einer einfachen Berechnung, wenn man die Länge der Flüssigkeitsfläche, die geringsten noch wirksamen Differenzen an ihren beiden Enden und die Länge des Paramäcienkörpers kennt. Jensen fand bei dieser Berechnung, die freilich immer nur annähernde Werte ergeben kann, dafs die Paramäcien noch thermotaktisch sind, wenn an den beiden Enden ihres ca. 0,2 mm langen Körpers ein Temperaturunterschied von 0,01 ° C. herrscht. Es spricht sich darin eine Feinheit der Unterscheidung von Reizgröfsen aus, die in den von Pfeffer für die Chemotaxis ermittelten Zahlen, sowie in den geringen bei der Phototaxis wirksamen Reizunterschieden zwar ein Analogon findet, die aber die Unterscheidungsfähigkeit unseres Bewufstseins weit hinter sich zurückläfst.

5. Galvanotaxis.

Es ist die charakteristische Eigenschaft des galvanischen Stromes, dafs er stets polare Erregungserscheinungen hervorruft. Infolgedessen ist die Reizung mit dem konstanten Strome ganz besonders geeignet, bewegungsrichtende Wirkungen auszuüben. Da wir ferner den galvanischen Strom in feinster Weise in seiner Intensität abstufen und in seiner Richtung beherrschen können, so besitzen wir in ihm das vollkommenste Mittel, um bewegungsrichtende Reizwirkungen in ihrer exaktesten Form und mit der präzisen Sicherheit physikalischer Erscheinungen experimentell zu erzeugen. In der Tat sind es denn auch die galvanotaktischen Erscheinungen der freibeweglichen Organismen, welche am meisten an die Wirkungen des Magneten auf Eisenteilchen erinnern.

Die ersten galvanotaktischen Erscheinungen an Tieren wurden von Hermann[1]) an Froschlarven und Fischembryonen entdeckt. Er machte die Beobachtung, dafs diese Tiere, wenn durch das Gefäfs, in welchem sie sich befanden, ein galvanischer Strom geleitet wurde, sich sämtlich bei der Schliefsung des Stromes mit ihrer Längsachse in der Richtung der Stromkurven einstellen, und zwar so, dafs sie mit dem Kopfe nach der Anode und mit dem Schwanze nach der Kathode gerichtet sind. In dieser Stellung verharren sie, ohne sich vom Flecke zu rühren. Die analogen Wirkungen sind dann in neuerer Zeit von Nagel[2]), Blasius und Schweizer[3] und Loeb[4]) an verschiedenen anderen, höheren Tierformen beobachtet worden.

Auch an Pflanzen sind galvanotaktische Erscheinungen aufgefunden worden und zwar an den Wurzelspitzen mancher Pflanzen,

---

[1]) Hermann: „Einwirkung galvanischer Ströme auf Organismen.“ In Pflügers Arch. Bd. 37, 1885.

[2]) Nagel: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiologie Bd. 51, 53 5 u. 59.

[3]) Blasius und Schweizer: Ebenda Bd. 53.

[4]) Loeb: Ebenda Bd. 63 u. 65.

die sich bei längerer Durchströmung mit dem konstanten Strome nach der Kathode hin krümmen.

Am frappierendsten aber und theoretisch am interessantesten sind die galvanotaktischen Erscheinungen bei den freilebenden einzelligen Organismen, wie Rhizopoden, Leukocyten, Infusorien etc.[1]).

Um die Galvanotaxis dieser Organismen zu untersuchen, bedienen wir uns am besten wieder des oben beschriebenen Objektträgers mit

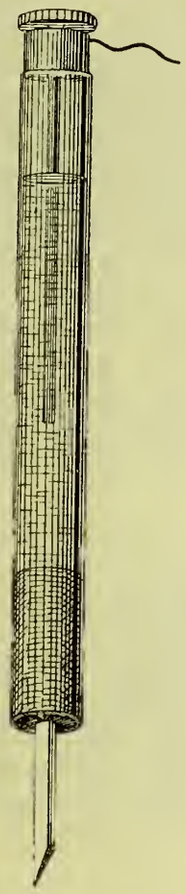


Fig. 234. Unpolarisierbare Elektrode, die statt des Pinsels eine Spitze aus gebranntem Ton trägt.

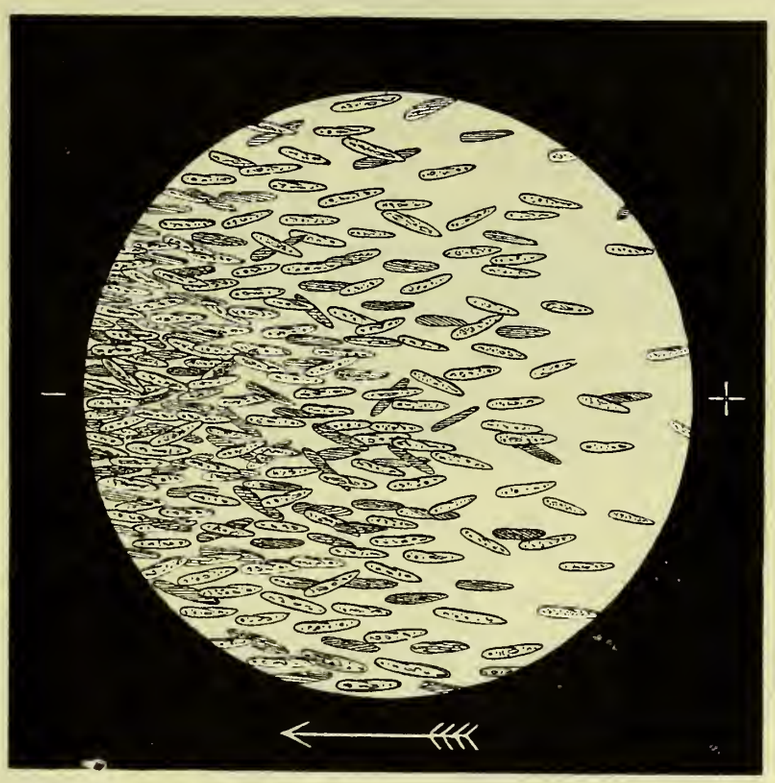


Fig. 235 *A*.

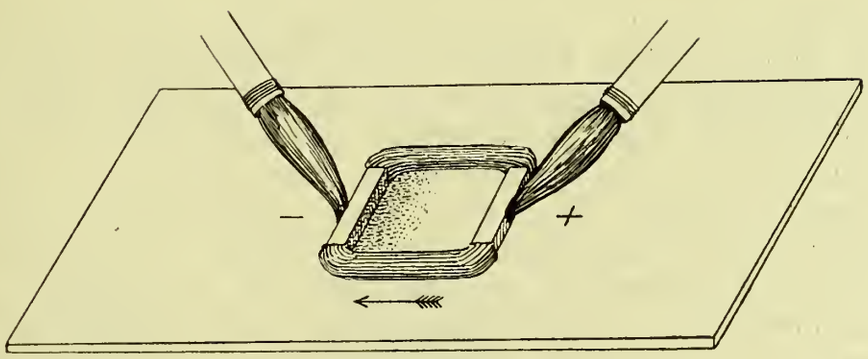


Fig. 235 *B*.

Fig. 235. Galvanotaxis von Paramäcien. Der Pfeil gibt die Schwimmrichtung der Paramäcien an, die sich in *B* bereits alle an der kathodischen Elektrodenleiste angesammelt haben. *A* Mikroskopisches Bild, *B* makroskopisches Bild.

den unpolarisierbaren Tonleistenelektroden oder auch unpolarisierbarer Elektroden, die den Pinselelektroden analog eingerichtet sind, aber

[1]) Verworn: „Die polare Erregung der Protisten durch den galvanischen Strom.“ In Pflügers Arch. Bd. 45 u. 46, 1889, Bd. 62 u. 65, 1896. — Ludloff: „Untersuchungen über den Galvanotropismus.“ Ebenda Bd. 59, 1895. — Wallengren: „Zur Kenntnis der Galvanotaxis,“ I, II u. III in Verworns Zeitschr. f. allgem. Physiologie Bd. II u. III 1902 u. 1903.

statt der Pinsel Spitzen aus gebranntem Ton tragen, die in die zu durchströmende Flüssigkeit eingetaucht werden können (Fig. 234).

Bringt man zwischen die parallelen Elektrodenleisten des Objektträgers (Fig. 235 *B*) einige Tropfen Wasser, in dem sich viele Paramäcien befinden, und läfst man dann aus zwei an die Tonleisten angelegten Pinselelektroden einen konstanten Strom durch die Flüssigkeit gehen, so stellen sich im Moment der Schliefsung alle Paramäcien mit dem vorderen Körperpol nach der Kathode hin ein und schwimmen in dichter Schar auf dieselbe los. In wenigen Sekunden ist die Anode vollkommen von ihnen verlassen, und an der Kathode befindet sich ein dichtes Gewimmel, das bestehen bleibt, solange der Strom geschlossen ist. Wendet man jetzt den Strom in die entgegengesetzte Richtung, so dafs zur Kathode wird, was vorher Anode war, und umgekehrt, so rückt die ganze Schar in einheitlichem Haufen wieder nach der gegenüberliegenden Seite hinüber und bildet, wie vorher, eine Ansammlung an der neuen Kathode. Man kann dieses Experiment, das durch die grofse Exaktheit der Reaktion jeden Beschauer im höchsten Mafse fesselt, beliebig oft wiederholen. Öffnet man den Strom schliefslich, so zerstreut sich die Ansammlung von der Kathode her, und die Paramäcien verteilen sich wieder

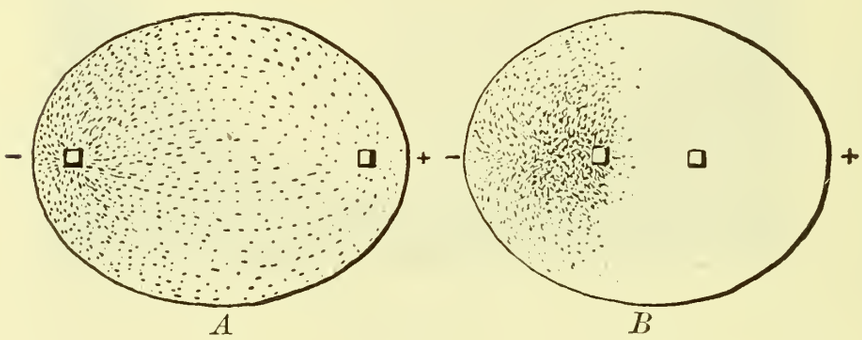


Fig. 236. Galvanotaktische Schwimmkurven von Paramaecium bei Anwendung von spitzen Elektroden im Wassertropfen. *A* Beginn des Schwimmens, *B* vollendete Ansammlung.

gleichmäfsig in der ganzen Flüssigkeit. Tut man die Paramäcien in einem grofsen Tropfen auf eine Glasplatte, und taucht man in den Tropfen die Spitzenelektroden ein, so stellen sich die Paramäcien bei Schliefsung des Stromes wie die Eisenfeilspäne über einem Magneten in die Richtung der Stromkurven ein und schwimmen in dieser Richtung (Fig. 236), bis sie die Kathode erreicht haben, hinter der sie sich in dichter Schar anhäufen. Macht man die kathodische Elektrode beweglich, so dafs man ihre Lage im Tropfen beliebig verändern kann, so gelingt es, die Paramäcien mit der Elektrodenspitze wie blecherne Fische im Wasser mit dem Magneten zu dirigieren, wohin man sie haben will. Da die Bewegung der Paramäcien auf die Kathode hin gerichtet ist, kann man diesen Fall als kathodische Galvanotaxis bezeichnen.

Wie Paramaecium ist die Mehrzahl aller Wimperinfusorien kathodisch-galvanotaktisch. Unter den anderen Protisten, die noch die gleiche Erscheinung zeigen, mögen nur noch die Amöben genannt sein. Amoeba limax beginnt, wenn der Strom geschlossen wird, sofort nach der Kathode hin zu kriechen, indem sie ihre ursprüngliche Kriechrichtung aufgibt und ein Pseudopodium nach der Kathode zu vorfliefsen läfst, in das die ganze Protoplasmamasse nachströmt, bis der Körper wieder die typische langgestreckte Kriechform

hat, in der er unentwegt der Kathode zufliefst. Ganz ebenso verhalten sich auch andere Amöbenformen, wie Amoeba proteus (Fig. 237), Amoeba verrucosa und Amoeba diffluens (Fig. 238).

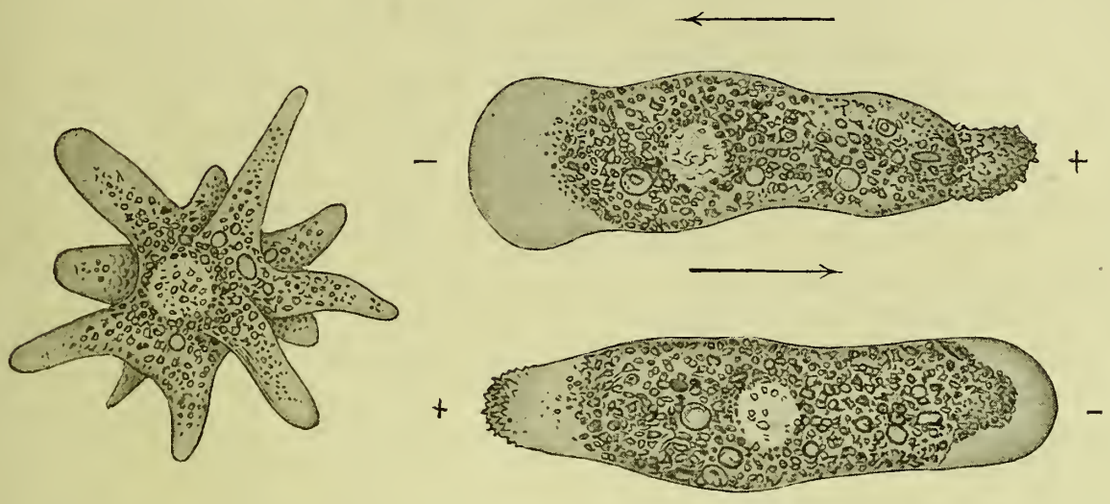


Fig. 237. Galvanotaxis von Amoeba proteus. Links Amoeba proteus ungereizt mit zahlreichen Pseudopodien. Rechts (oben) nach Schliefsung des Stromes und (unten) nach Wendung des geschlossenen Stromes. Die Pfeile geben die Kriechrichtung an.

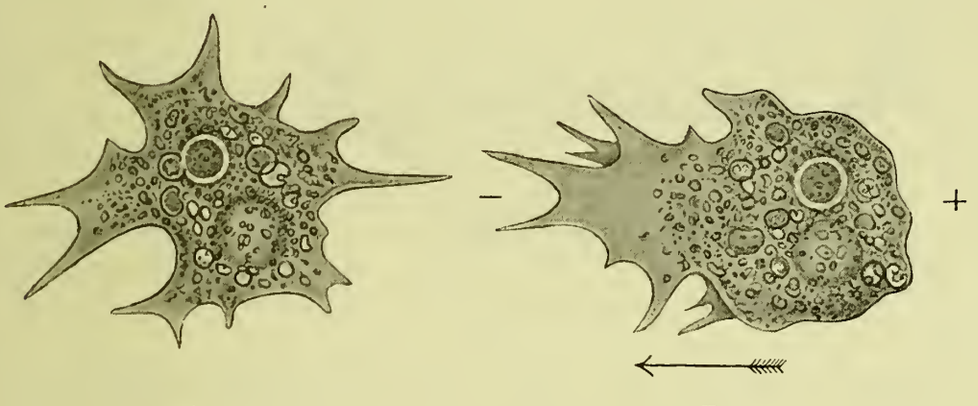


Fig. 238. Galvanotaxis von Amoeba diffluens. *A* Amoeba diffluens ungereizt kriechend, *B* nach Schliefsung des konstanten Stromes. Der Pfeil gibt die Kriechrichtung an.

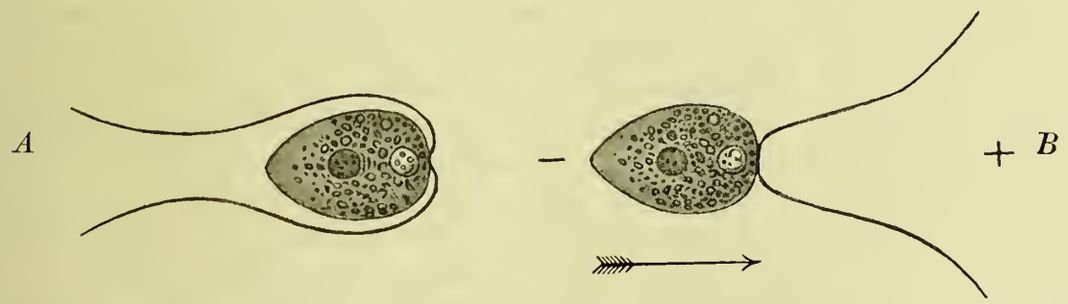


Fig. 239. Galvanotaxis von Polytoma uvella. *A* Polytoma uvella ruhig liegend, *B* nach Schliefsung des konstanten Stromes zur Anode schwimmend.

Das entgegengesetzte Verhalten wie die eben genannten Organismen zeigen viele Geifselinfusorien. Lassen wir z. B. einen konstanten Strom durch einen Tropfen gehen, in dem sich eine gröfsere Menge von Individuen der kleinen, eiförmigen Polytoma uvella befindet, die mit ihren zwei Geifseln (Fig. 239) sich unter beständigen Achsen-

drehungen durch das Wasser bewegen, so drehen sich bei Schliefsung des Stromes sofort alle Individuen mit ihrem vorderen, geifseltragenden Ende nach der Anode zu und schwimmen in ihrer gewöhnlichen Bewegungsweise gerade auf diesen Pol los, wo sie sich in dichten Scharen sammeln. Nach der Öffnung des Stromes verteilen sie sich wieder gleichmäfsig im ganzen Tropfen. Polytoma verhält sich also den beiden Elektroden gegenüber genau umgekehrt wie Paramaecium; sie ist im Gegensatz zu diesem anodisch-galvanotaktisch.

Einen sehr fesselnden Anblick hat man, wenn man in einer Flüssigkeit anodisch-galvanotaktische Infusorien, etwa eine Flagellatenform, wie Polytoma, und kathodisch-galvanotaktische, etwa eine kleine Ciliatengattung, wie Halteria oder Pleuronema, zusammen der Einwirkung des Stromes aussetzt. Das vorher unentwirrbare Durcheinanderwimmeln der beiden Infusorienformen löst sich sofort nach der Schliefsung des Stromes. Die Ciliaten sammeln sich an der Kathode, die Flagellaten an der Anode. Die Mitte der Flüssigkeit ist nach kurzer Zeit vollständig frei, und die beiden Haufen sind scharf voneinander geschieden. Wendet man jetzt den Strom, so dafs die bisherige Anode zur Kathode wird und umgekehrt, so rücken die

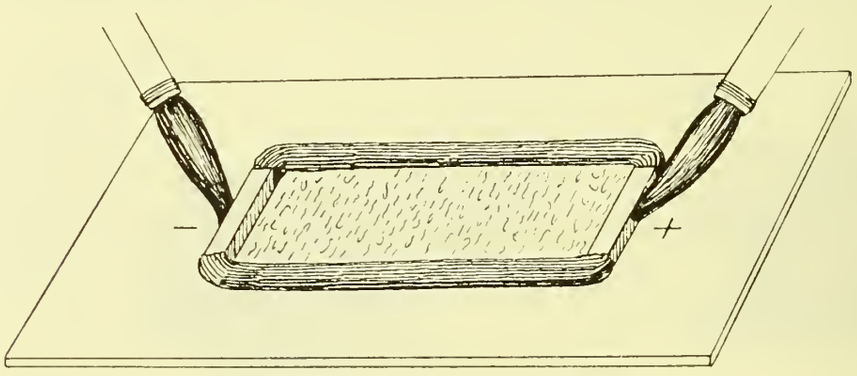


Fig. 240. Galvanotaxis von Spirostomum ambiguum. Die Infusorien haben sich nach Schliefsung des Stromes mit ihrer Längsachse senkrecht zur Stromesrichtung eingestellt.

beiden Infusorienhaufen wie zwei feindliche Heere aufeinander los, kreuzen sich und sammeln sich an den entgegengesetzten Polen von neuem wieder an. Es gibt wenige physiologische Experimente, die so anmutig und zierlich sind, wie der galvanotaktische Reigen der Infusorien.

Ein sehr merkwürdiges Verhalten gegenüber dem galvanischen Strome zeigt das Wimperinfusorium Spirostomum ambiguum[1]). Wenn man diese langgestreckten Infusorien, die mit bloſsem Auge bereits als kleine, ca. 2 mm lange, weifse Fädchen wahrgenommen werden können, in ihrem Wasser zwischen die parallelen Tonleistenelektroden bringt, so bemerkt man, dafs sie bei Schliefsung des konstanten Stromes durch die plötzliche Kontraktion ihrer Myoïdfäden zusammenzucken, aber nicht, wie man etwa erwarten könnte, nach dem einen oder andern Pole hinschwimmen. Statt dessen drehen sie sich unter mehrfachen Körperbiegungen durch ihre Wimperbewegung allmählich so, dafs sie mit ihrer Längsachse senkrecht zur Richtung des Stromes eingestellt sind, eine Richtung, die sie, wenn auch unter wiederholten Biegungen und Knickungen des langen Körpers, dauernd beibehalten (Fig. 240).

[1]) Verworn: In den Berichten des zweiten internationalen Physiologen-Kongresses in Lüttich 1892. — Derselbe in Pflügers Arch. Bd. 62, 1896.

Ein ähnliches Verhalten, aber noch auffallender, bringen gewisse hypotriche Infusorien zum Ausdruck, wie Oxytricha und Stylonychia. Diese Protisten, die in ungestörtem Zustande mit ihren Bauchwimpern auf dem Grunde oder am Oberflächenhäutchen des Wassers umherlaufen, stellen sich bei Schliefsung des konstanten Stromes sämtlich mit einem Ruck quer zur Richtung des Stromes ein und zwar so, dafs ihre Peristomseite der Kathode zugewendet ist. In dieser Einstellung laufen sie vorwärts. Diejenigen Individuen aber, welche frei im Wasser schwimmen, zeigen die gewöhnliche Form der kathodischen Galvanotaxis. Geht ein transversal zur Stromesrichtung laufendes Individuum einmal zum freien Schwimmen über, was bei stärkeren Strömen öfters vorkommt, so schwimmt es in der typischen Weise unter Achsendrehungen direkt nach der Kathode, geht aber ein kathodisch-galvanotaktisches Individuum zum thigmotaktischen Laufen über, so stellt es sich sofort quer zur Stromesrichtung, so dafs es die Kathode zu seiner Linken hat. Da in jedem Reizkästchen immer drei Gruppen von Individuen zu unterscheiden sind, von denen die einen mit der Bauchseite nach unten an der Unterlage, die anderen mit der Bauchseite nach oben am Oberflächenhäutchen laufen, während die dritten frei in der Mitte der Flüssigkeit schwimmen, so sieht man auch bei schwacher Vergröfserung gleichzeitig drei verschiedene Bewegungsrichtungen: die erste Gruppe läuft quer zum Strom nach einer einzigen Richtung, die zweite läuft quer zum Strom nach entgegengesetzter Richtung, und die dritte schwimmt nach der Kathode. Diese Bewegungen und Einstellungen erfolgen momentan wie auf Kommando, sobald der Strom geschlossen wird, und hören sofort wieder auf nach der Öffnung. Wie Pütter[1]) gezeigt hat, ist diese eigentümliche transversale Galvanotaxis bei den hypotrichen Infusorien nur eine Interferenzerscheinung der Galvanotaxis mit der Thigmotaxis und kommt dadurch zu stande, dafs gewisse Wimpergruppen, die für die Ortsbewegung wichtig sind, durch den Kontaktreiz in bestimmter Weise beeinflufst werden.

Eingehende Analysen des Verhaltens der Wimpern bei der Galvanotaxis der Infusorien und des Mechanismus, welcher zur anodischen, kathodischen und transversalen Galvanotaxis führt, haben Ludloff, Pütter und vor kurzem besonders Wallengren ausgeführt. Dabei hat sich aus den Untersuchungen von Wallengren[2]) namentlich an Opalina und Spirostomum ergeben, dafs die gleiche Lokalisation der polaren Erregung je nach der Intensität des Stromes durch verschieden starke Beeinflussung dieser oder jener Wimpergruppen zu verschiedenen Formen der Galvanotaxis, d. h. entweder zu einer anodischen oder kathodischen oder transversalen Einstellung führen kann. Die tiefgehenden Untersuchungen Wallengrens über diese sehr komplizierten Verhältnisse lassen sich indessen hier leider nicht in Kürze anschaulich wiedergeben. Sie haben uns aber bis zu einem erstaunlichen Grade über die feinsten Einzelheiten des Mechanismus der Galvanotaxis aufgeklärt.

Es darf schliefslich nicht unerwähnt bleiben, dafs man bisweilen

---

[1]) Pütter: „Studien über Thigmotaxis bei Protisten.“ In Arch. f. Anat. u. Physiol., physiol. Abteil. 1900, Supplementband.

[2]) Wallengren: „Zur Kenntnis der Galvanotaxis“ I, II, III. In Verworns Zeitschr. f. allgem. Physiologie Bd. II—III, 1902 u. 1903.

den sehr naheliegenden Gedanken ausgesprochen hat, die galvanotaktischen Erscheinungen an mikroskopischen Objekten möchten mit den rein passiven kataphorischen Wirkungen identisch sein, welche sehr starke galvanische Ströme an kleinen, in der Flüssigkeit leicht beweglich suspendierten Teilchen hervorrufen. Bei derartigen Objekten, wie Karminteilchen, Lykopodiumsamen, Stärkekörnchen etc. kann man, wie neuerdings Birukoff[1]) wieder eingehend studiert hat, in der Tat ganz bestimmt gerichtete Wanderungen und Ansammlungen der Wirkungen starker Ströme beobachten. Indessen diese Bewegungen haben nur eine rein äufserliche Ähnlichkeit mit den galvanotaktischen Wanderungen der einzelligen Organismen. Die Erscheinungen der anodischen und transversalen Galvanotaxis oder das gleichzeitige Eintreten der kathodischen und anodischen Galvanotaxis verschiedener Infusorienarten wären auf Grund dieser Analogie schlechterdings unverständlich. Endlich wissen wir auch, dafs die Galvanotaxis sofort aufhört, sobald die Infusorien narkotisiert oder abgetötet sind. Alles das und noch zahlreiche andere Momente verbieten es, die Galvanotaxis einfach auf die kataphorischen Wirkungen des Stromes zu beziehen. Die Galvanotaxis reiht sich vielmehr als echte Reizerscheinung den bewegungsrichtenden Wirkungen der anderen Reizqualitäten unmittelbar an und folgt denselben Gesetzen und Bedingungen wie diese.

C. Die Erscheinungen der Überreizung.

Als das kleine Häuflein tapferer Athener unter der Führung des Miltiades den glänzenden Sieg bei Marathon erfochten hatte, eilte, noch warm vom Kampfe, einer der Streiter vom Schlachtfelde nach Athen, um der erste zu sein, der seinen Landsleuten die Kunde des Sieges überbrachte. Das dramatische Geschick dieses Läufers von Marathon erzählt Plutarch[2]), der uns die Anekdote überliefert hat. Als Eukles — so war der Name des patriotischen Mannes — von der Anstrengung des langen Laufes erschöpft, in Athen eintraf, hatte er eben noch die Kraft, um seinen Landsleuten mit den Worten: „*χαίρετε χαίρομεν*!“ die Siegesbotschaft zuzurufen, worauf er tot zusammenbrach. Einer unserer modernen Bildhauer, Max Kruse, hat diese Erzählung durch seine, in der Nationalgallerie zu Berlin befindliche Darstellung des Läufers von Marathon in künstlerischer Weise versinnlicht und den physiologischen Erscheinungen totaler Ermüdung an diesem klassischen Zeugen einen ergreifenden Ausdruck verliehen.

Was das tragische Ende des Eukles herbeiführte, war die übermäfsige Anstrengung seiner Muskeln. Es treten nämlich unter dem Einflufs langer Dauer oder hoher Intensität der einwirkenden Reize in der lebendigen Substanz allmählich Veränderungen ein, die, wenn sie einen gewissen Grad erreicht haben, schliefslich zum Tode führen. Auf diese, infolge von Überreizung sich entwickelnden Erscheinungen wollen wir im folgenden etwas ausführlicher eingehen.

---

[1]) Birukoff: „Untersuchungen über Galvanotaxis.“ In Pflügers Arch. 1899, Bd. 77.

[2]) Plutarchi scripta moralia ed. Dübner, Paris, Didot. Bd. 1, pag. 425 in: „*πότερον Ἀθηναῖοι κατὰ πόλεμον ἢ κατὰ σοφίαν ἐνδοξότεροι*“.

1. Ermüdung und Erschöpfung.

Wird ein lebendiges Objekt entweder durch lange andauernde oder durch oft wiederholte oder auch durch sehr starke Reize erregt, so gerät es nach einiger Zeit in den Zustand der Ermüdung. Das allgemeine Charakteristikum der Ermüdung besteht darin, dafs die Erregbarkeit der lebendigen Substanz allmählich abnimmt. Das äufsert sich vor allem in dem Umstande, dafs mit zunehmender Ermüdung der Reizerfolg bei gleichbleibender Reizintensität immer geringer wird.

Einige Beispiele für diese Tatsache lernten wir bereits bei Betrachtung der galvanischen Reizung[1]) kennen. Lassen wir einen konstanten galvanischen Strom von mittlerer Stärke durch ein Actinosphaerium fliefsen, so beginnen im Moment der Schliefsung an der Anode starke Kontraktionserscheinungen aufzutreten. Das Protoplasma der Pseudopodien fliefst zentripetal, bis die Pseudopodien eingezogen sind; dann zerplatzen die Wände der Vakuolen, und es erfolgt ein körniger Zerfall des Protoplasmas, der von der Kathode her während der Dauer des Stromes immer weiter vorrückt. Allein dieser Zerfall, der zuerst mit grofser Energie begann, wird, je länger der Strom schon durchfliefst, um so langsamer und geringer, bis er nach einiger Zeit ganz still steht. Die lebendige Substanz des Actinosphaeriums ermüdet also im Laufe der andauernden Reizung und nimmt an Erregbarkeit ab, so dafs der anfangs heftige Zerfallserscheinungen hervorrufende Reiz schliefslich gar keinen Reizerfolg mehr erzeugt. Noch viel schneller wie Actinosphaerium ermüdet Pelomyxa. Eine Reizdauer von wenigen Sekunden genügt, um die Pelomyxa für Ströme gleicher Intensität vollständig unerregbar zu machen, so dafs es viel höherer Reizintensität bedarf, um wieder den gleichen Reizerfolg zu erzielen wie anfangs.

Gegenüber diesen sehr schnell ermüdenden Formen der lebendigen Substanz haben wir in den Nerven ein Objekt, das unermüdbar zu sein scheint; es ist bisher noch nicht gelungen, durch andauernde Reizung am Nerven wahrnehmbare Ermüdungserscheinungen nachzuweisen. Wie dieses merkwürdige Verhalten eines lebendigen Objekts zu erklären ist, bleibt vorläufig ganz dunkel. Wir können bisher nur die Tatsache verzeichnen. Anders steht es mit einem anderen Organ in unserem Körper, das ebenfalls nicht zu ermüden scheint, obwohl es andauernd tätig ist, das ist das Herz. Hier liegt die Sache so, dafs die durch jede Kontraktion erzeugten Veränderungen des Herzmuskels immer wieder sogleich durch den Stoffwechsel ausgeglichen werden, so dafs sich unter normalen Verhältnissen keine Ermüdung entwickeln kann, obwohl das Herz von lange vor der Geburt an bis zum Tode rastlos tätig ist. Dennoch ist der Herzmuskel ermüdbar, wenn er aus irgend einem Grunde angestrengter arbeiten mufs, als es normalerweise geschieht. Das ist z. B. bei gewissen Krankheiten der Fall. Zwar machen sich dann die Ermüdungserscheinungen nicht sofort, wohl aber im Laufe längerer Zeiträume bemerkbar, und selbst die Substanz des Herzmuskels verändert sich in tiefgehender Weise, bis er seine Bewegungen ganz einstellt. Dann erfolgt der Tod durch Herzlähmung.

---

[1]) Vergl. pag. 445 u. 447.

Haben wir im Herzmuskel ein nur schwer ermüdendes Objekt, so haben wir in den Skelettmuskeln Gewebe, an denen die Ermüdungserscheinungen sehr leicht hervorzurufen sind. Die Ermüdung

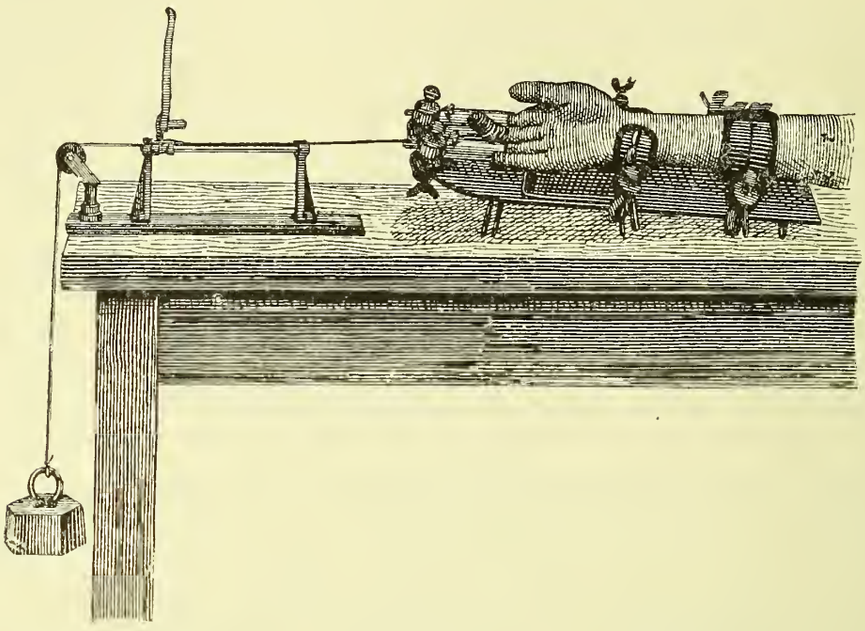


Fig. 241. Ergograph von Mosso. Nach Mosso.

ist daher auch an den quergestreiften Skelettmuskeln der Wirbeltiere am eingehendsten und häufigsten studiert worden. Da man die Muskelbewegung mittels der graphischen Methode in exakter Weise verzeichnen und in ihren einzelnen Momenten anschaulich machen kann, so kann man die fortschreitende Ermüdung eines Muskels sehr bequem an der Veränderung der Muskelkurve studieren, die der zuckende Muskel aufzeichnet. Mosso [1]) hat dies am lebenden Menschen mittels seines Ergographen getan und die Ergebnisse in seinem vortrefflichen und fesselnden Buche über „Die Ermüdung“ mitgeteilt. Der Ergograph ist ein Apparat, in dem der Arm eines Menschen mittels eines Armhalters befestigt wird, während ein Finger sich frei bewegen kann. Dieser Finger steht durch einen Faden mit einem Schreibhebel in Verbindung. der alle willkürlich oder auf elektrische Reizung unwillkürlich erfolgenden Bewegungen des Fingers auf einer in Rotation begriffenen schwarzen Trommel verzeichnet. An den Faden kann ferner ein Gewicht gehängt und dadurch die Arbeitsleistung der Fingerbeugemuskeln be-

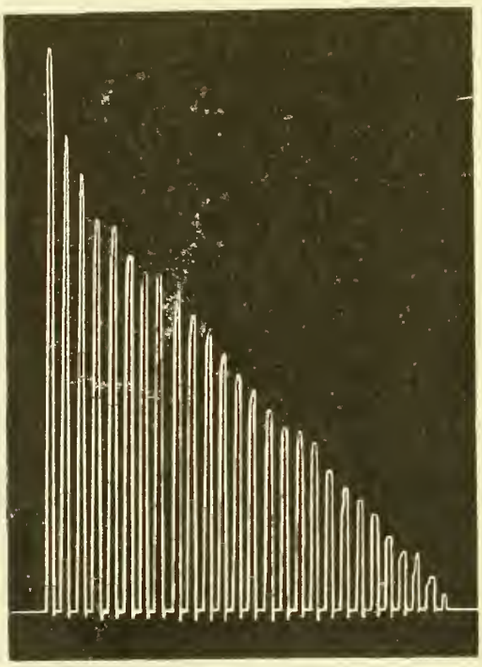


Fig. 242. Ermüdungskurve. Abnahme der Kurvenhöhe bei zahlreichen hintereinanderfolgenden Kontraktionen der Fingerbeugemuskeln. Nach Mosso.

[1]) Mosso: „Die Ermüdung.“ Deutsche Originalausgabe von J. Glinzer. Leipzig 1893.

liebig verändert werden (Fig. 241). Mittels dieses Apparates kann man sich in anschaulichster Weise davon überzeugen, dafs bei gleichbleibender Intensität der in gleichmäfsigen Zwischenräumen aufeinanderfolgenden elektrischen Induktionsschläge, welche zur Reizung dienen, die Arbeitsleistung der Muskeln immer mehr abnimmt und schliefslich gleich 0 wird. Das kommt an der Zuckungskurve, welche nur die Gröfse der Kontraktion angibt, in der beständigen Abnahme der Hubhöhe zum Ausdruck (Fig. 242). Es würde bedeutend stärkerer Reizung bedürfen, um nach Ablauf der einen Versuchsreihe wieder gleich hohe Zuckungen der ermüdeten Muskeln zu erzielen, wie anfangs. Die Einzelheiten der Veränderungen werden aber besser sichtbar, wenn man, wie dies Marey [1]) schon vor längerer Zeit getan hat, an einem Myographion Zuckungskurven eines Froschschenkels vom Anfang der Versuchsreihe an übereinander aufzeichnet. Dann stellt sich heraus, dafs, wie Helmholtz bereits fand, mit zunehmender Ermüdung nicht nur die Höhe der Kurve abnimmt, sondern der Verlauf der Kurve auch gestreckter wird, wobei besonders der absteigende Schenkel der Kurve eine Verlängerung erfährt. Mit anderen Worten:

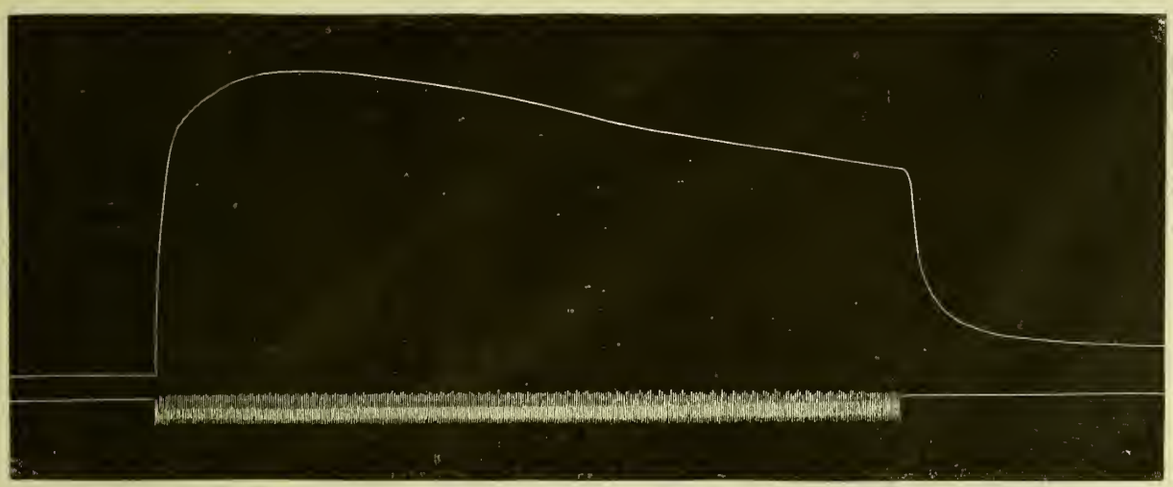


Fig. 243. Tetanuskurve eines ermüdeten Froschmuskels.

Die Arbeitsleistung des Muskels wird geringer, während die Dauer der Zuckung zunimmt. Die letztere Erscheinung beruht hauptsächlich auf einer zunehmenden Dauer des Expansionsstadiums. Der ermüdete Muskel braucht mehr Zeit, um sich wieder zu seiner vollständigen Länge auszustrecken.

Vielleicht noch deutlicher als bei der Einwirkung einzelner Induktionsschläge treten die Ermüdungserscheinungen hervor bei Reizung mit dem tetanisierenden Strom. Zeichnet man auf einer rotierenden Trommel die Tetanuskurve eines nicht zu kräftigen, mit einem Gewicht belasteten Wadenmuskels vom Frosch auf, so sieht man, wie die Kurve zuerst einige Zeit auf ihrer anfänglichen Höhe bleibt und gradlinig fortläuft. Nach einiger Zeit aber beginnt sie langsam mehr und mehr zu sinken. Unterbricht man jetzt die Reizung, so fällt die Kurve meist nicht bis auf das Niveau ihres Ausgangspunktes herab, sondern bleibt eine Strecke über demselben und kehrt erst im Laufe längerer Zeit wieder zu ihrem Ausgangsniveau zurück. Es bleibt also

[1]) Marey: „Du mouvement dans les fonctions de la vie.“ Paris 1868.

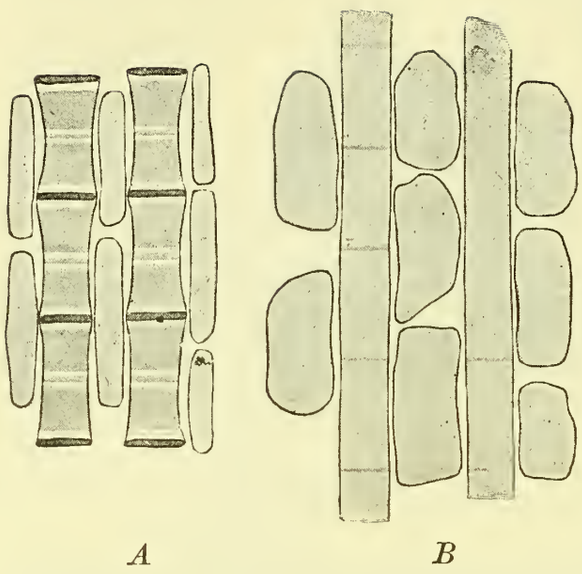


Fig. 244. Flugmuskeln von der Schmeifsfliege (Musca vomitoria). *A* In der Ruhe, *B* in der Ermüdung. Die Schichtung der Muskelsegmente ist unsichtbar geworden, und die Sarkosomen zwischen den Fibrillen sind enorm vergröfsert. Nach H. M. Bernard.

Fig. 245. Ganglienzellen vom Hund. *A* Normal, *B* ermüdet. Nach Gustav Mann.

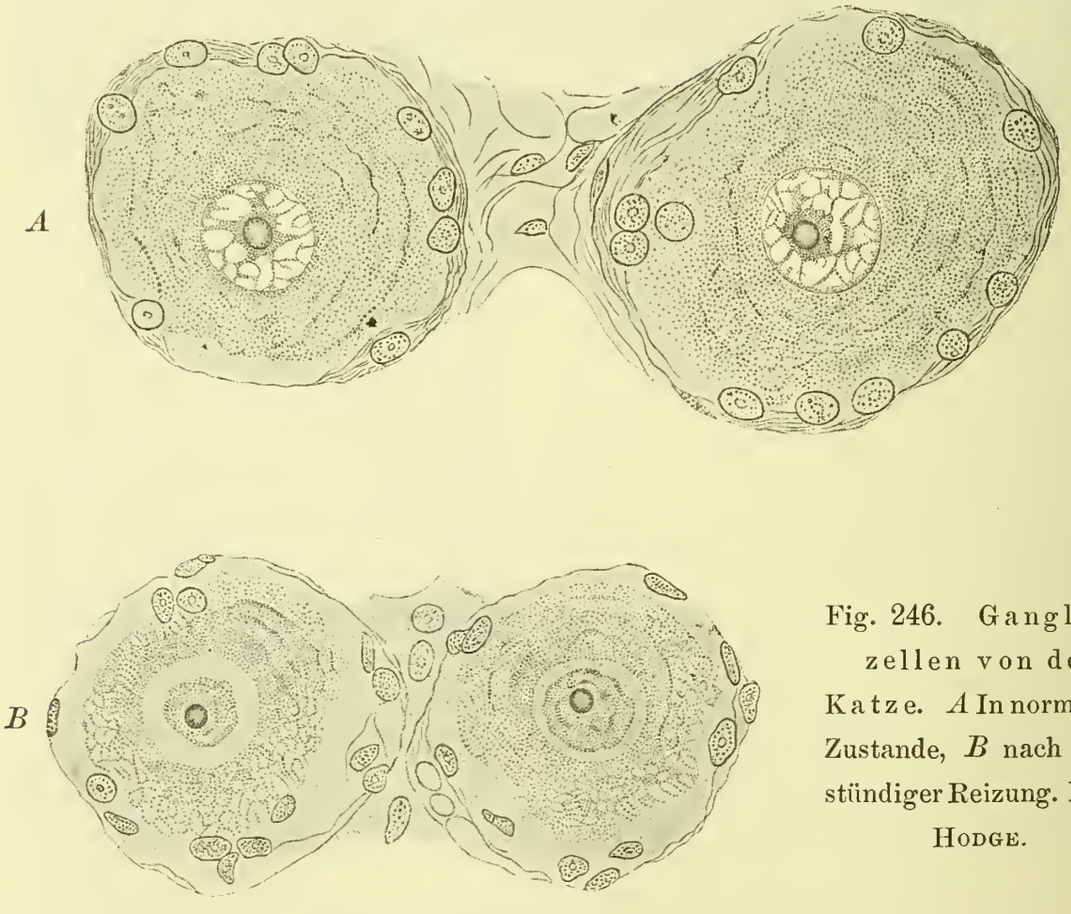


Fig. 246. Ganglienzellen von der Katze. *A* In normalem Zustande, *B* nach fünfstündiger Reizung. Nach Hodge.

ein ziemlich grofser „Verkürzungsrückstand“ nach Beendigung der Reizung am ermüdeten Muskel zurück, und nur ganz langsam nimmt der ermüdete Muskel seine ursprüngliche Länge wieder an.

Es ist von grofsem Interesse, dafs man auch mikroskopische Veränderungen am ermüdeten Muskel beobachtet hat. H. M. Bernard [1]) hat von einer Anzahl vollständig gleicher blauer Schmeifsfliegen (Musca vomitoria) einige durch unausgesetztes Hetzen in fortwährender Bewegung erhalten, bis sie vollständig ermüdet zu Boden fielen. Die ermüdeten Fliegen wurden sofort und gleichzeitig mit

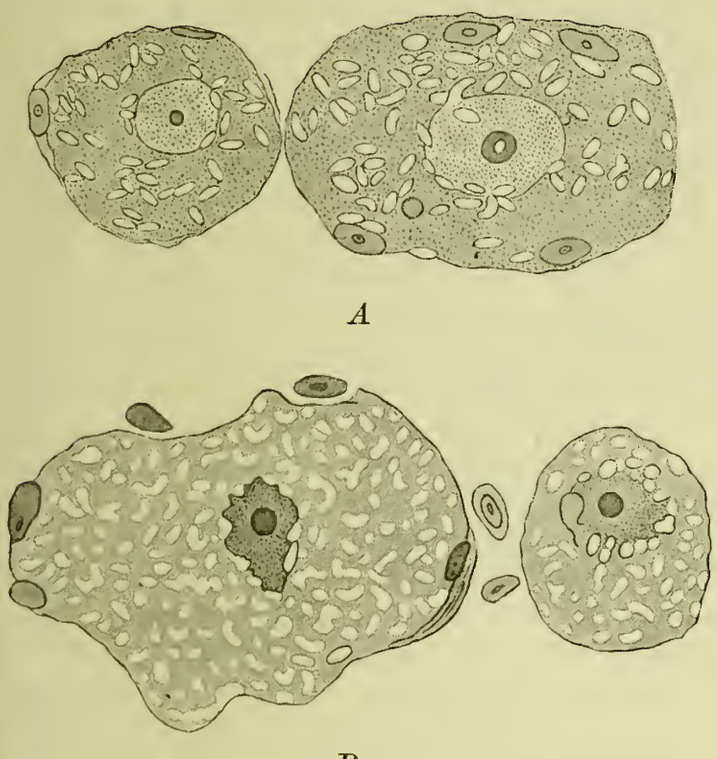


Fig. 247. Ganglienzellen des Sperlings. *A* Morgens, *B* abends.

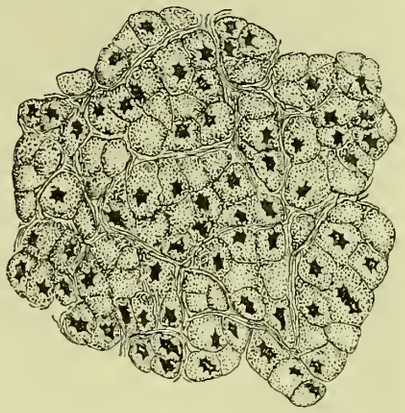


Fig. 248 *A*.

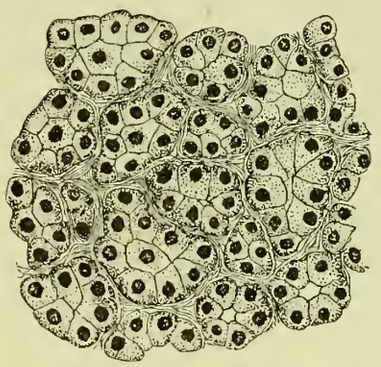


Fig. 248 *B*.

Fig. 248. Parotis des Kaninchens. *A* In der Ruhe. Die Zellkerne sind gezackt. *B* Nach Reizung durch den Sympathicus. Die Zellkerne sind rund geworden. Nach Heidenhain.

dem anderen Teil, der inzwischen in völliger Ruhe geblieben war, getötet. Beide Teile wurden dann der gleichen Behandlung unterworfen. Dabei ergab sich ein durchgreifender Unterschied zwischen beiden. Während bei den ausgeruhten Fliegen die Muskelfibrillen deutliche Querstreifung und Unterschiede der Streifen im Tinktionsvermögen zeigten, waren bei den ermüdeten Fliegen nur eben noch die Zwischenscheiben der einzelnen Muskelsegmente deutlich zu sehen; der ganze Inhalt des einzelnen Segments färbte sich gleichmäfsig hell, ohne die Differenzierung der Schichten bemerken zu lassen (Fig. 244). Besonders waren ferner die im Sarkoplasma zwischen den einzelnen Fibrillen liegenden Körnchen oder „Sarkosomen“ im ermüdeten Muskel gegenüber dem ausgeruhten ganz enorm vergröfsert. Es würde aber zu

[1]) Henry M. Bernard: „On the Relations of the isotropous to the anisotropous Layers in striped Muscles.“ In Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. Bd. VII, 1894.

weit führen, hier auf die Deutung dieser Veränderungen näher einzugehen. Übrigens haben Hodge[1]), G. Mann[2]), Lugaro[3]) und viele andere in neuerer Zeit auch an Ganglienzellen von Säugetieren, Vögeln und Insekten mikroskopisch deutliche Ermüdungserscheinungen, sowohl am Protoplasma als auch besonders an ihren Zellkernen, festgestellt. So besitzen nach Hodge beim Sperling am Morgen nach der Ruhe die Ganglienzellen der Brachialganglien, welche die Flugmuskeln innervieren, helle, runde, bläschenförmige Zellkerne (Fig. 247 *A*), während sie am Abend nach der Anstrengung des Tages einen gezackten Kontur haben (Fig. 247 *B*). Ebenso sind bei der Katze nach Reizung von einigen Stunden die Kerne der Ganglienzellen, die vorher bläschenförmig und rund waren, geschrumpft und unregelmäfsig konturiert, während die Anordnung des Inhalts sich wesentlich verändert hat (Fig. 246). Nach Mann und in Übereinstimmung mit ihm nach Lugaro besteht die Veränderung der Ganglienzelle während ihrer Aktivität im wesentlichen in einer Turgeszenz des Protoplasmas, während in der Ruhe wieder eine Volumenverminderung eintritt. Die Nisslschen Tigroïdschollen, die infolge ihres Verhaltens gegen Anilinfarbstoffe so charakteristische Elemente des Ganglienzellenprotoplasmas vorstellen, lösen sich im Protoplasma mehr und mehr auf (Fig. 245). Dabei wird der Zellkern während der Arbeit unregelmäfsig konturiert und immer chromatinärmer, und der Nukleolus kann, wie Lugaro fand, durch Ermüdung völlig zum Verschwinden gebracht werden. Hierher gehören übrigens auch die Ermüdungsveränderungen, welche Heidenhain[4]) schon vor langer Zeit an Speicheldrüsen nach der Reizung beobachtet hat, deren Zellkerne, die in der Ruhe pseudopodienartige Ausläufer aussenden, nach der Reizung Kugelform annehmen (Fig. 248). Doch kehren wir zum Muskel zurück.

Die ermüdeten Muskeln erholen sich wieder, sobald die Reizung aufhört, und zwar um so schneller, je geringer der Grad der Ermüdung war. In der Erholung nimmt die Erregbarkeit allmählich wieder zu, die einzelnen Erscheinungen der Ermüdung, wie man sie an der Zuckungskurve sehen kann, treten mehr und mehr zurück, und schliefslich sind die Muskeln wieder in demselben Zustande wie vor der Ermüdung.

Was besonders interessant erscheint, ist die schon von Valentin[5]) und Eduard Weber[6]) entdeckte Tatsache, dafs auch ausgeschnittene Muskeln, wie z. B. der isolierte Wadenmuskel des Frosches, der Erholung fähig sind. Auch das läfst sich am leichtesten durch die graphische Darstellung der Muskelbewegung veranschaulichen. Ermüden wir z. B. einen Wadenmuskel in der Weise, dafs wir ihn immer abwechselnd etwa 5 Sekunden lang tetanisieren und 5 Sekunden ausruhen lassen, so wird nach einiger Zeit, bei immer gleichbleibender Intensität des

---

[1]) C. F. Hodge. „A microscopical Study of changes due to functional activity in Nerve cells.“ In Journal of Morphology Vol. 7, 1892.

[2]) Gustav Mann: „Histological changes induced in sympathetic motor and sensory nerve cells by functional activity.“ In Journal of Anat. and Physiol. 1894.

[3]) Lugaro: „Sulle modificazioni delle cellule nervose nei diversi stati funzionali.“ In Lo Sperim. giornale medico An. XLIX, sez. Biol. F. 2, 1895.

[4]) Heidenhain: „Physiologie der Absonderungsvorgänge.“ In Hermanns Handb. der Physiol. Bd. V. Leipzig 1883.

[5]) Valentin: „Lehrbuch der Physiologie.“ II. Aufl. Braunschweig 1847.

[6]) Weber: In „Wagners Handwörterbuch der Physiologie.“ III, 1846.

Reizes, die Tetanuskurve immer niedriger, bis schliefslich der Reiz gar keine Kontraktion des Muskels mehr erzeugt, der in einem durch den Verkürzungsrückstand bedingten Zustande geringer Kontraktion ruhig verharrt. Unterbrechen wir jetzt die Reizung und überlassen wir den Muskel längere Zeit, vor Vertrocknung geschützt, sich selbst, so können wir alsdann von neuem mit der gleichen Reizstärke nahezu gleichstarke Kontraktionen des Muskels auslösen wie vor der Ermüdung. Allerdings ermüdet der Muskel jetzt schneller als zuvor. Von Interesse ist bei der Erholung ein Moment, dafs neuerdings in Richets Laboratorium von J. Joteyko[1]) festgestellt worden ist, dafs nämlich der ausgeschnittene Muskel sich nur erholt, wenn ihm Sauerstoff zur Verfügung steht, dafs er dagegen unter Sauerstoffabschlufs nach vollständiger Ermüdung nicht wieder zur Tätigkeit veranlafst werden kann. Der Sauerstoff ist also zur Wiederherstellung der Erregbarkeit des Muskels unbedingt erforderlich. Die Tatsache aber, dafs auch der ausgeschnittene Muskel nach starker Ermüdung in einem sauerstoffhaltigen Medium sich wieder zu erholen im stande ist, beweist, dafs die Muskelsubstanz, ebenso, wie sie unabhängig vom durchströmenden Blute längere Zeit noch Kontraktionen ausführen kann, auch unabhängig von dem die Nahrungsstoffe zuführenden und die Exkretstoffe abführenden Blutstrom in sich selbst die Faktoren besitzen mufs, welche im Verein mit Sauerstoff zur Restitution der Erregbarkeit erforderlich sind.

Wenden wir uns von den äufserlich am Muskel selbst wahrnehmbaren Erscheinungen der Ermüdung zu den Erscheinungen, welche sich sekundär als Folgen sehr grofser Muskelanstrengungen im Körper entwickeln, so finden wir hier einige Tatsachen, die uns in der Kenntnis der Ermüdung noch um einen Schritt weiter bringen.

Beobachten wir die Erscheinungen, welche sich im Laufe starker Muskelanstrengungen an unserem Körper entwickeln, so bemerken wir zunächst eine bedeutende Beschleunigung und Vertiefung der Atmung. Gleichzeitig wird die Frequenz des Herzschlags gesteigert. Die durch die Muskeltätigkeit erhöhte Wärmeproduktion wird auf reflektorischem Wege durch Ausbruch starken Schweifses, dessen Verdunstung die Temperatur herabsetzt, im wesentlichen kompensiert. Ist die Muskeltätigkeit eine sehr angestrengte gewesen, so tritt aber, besonders wenn der Körper vorher lange Zeit keine Muskelanstrengungen durchgemacht hatte, nicht selten im Gefolge der Anstrengung auch ein leichtes Fieber ein. Die Temperatur steigt, Anfälle von Schüttelfrost treten auf, und es macht sich eine gewisse Erregbarkeitssteigerung des Zentralnervensystems bemerkbar. Diese Tatsache ist so bekannt, dafs man sogar von einem „Turnfieber“ spricht, dafs nach allzu starken Anstrengungen beim Turnen eintritt. Auch nach sehr ermüdenden Gebirgstouren und nach langen Ritten wird dieses Ermüdungsfieber nicht selten beobachtet. Unter den subjektiven Symptomen, die sich im Gefolge sehr starker Muskelanstrengung einstellen, sind die bekanntesten die während des Fieberstadiums, z. B. am Abend nach einem anstrengenden Marsch, eintretende Aufregung, Schlaflosigkeit, Appetitlosigkeit und ferner die meist erst am nächsten Tage oder noch später sich einstellenden starken Muskelschmerzen.

Fafst man diese Erscheinungen alle zusammen, so erhält man

[1]) Joteyko: „La fatigue et la respiration élementaire du muscle.“ Paris 1896.

einen interessanten Symptomenkomplex, der den Arzt aufs lebhafteste an das Krankheitsbild akuter Infektionskrankheiten erinnern mufs. Die Vermutung liegt daher nahe, dafs dieses ganze im Gefolge der Muskelermüdung auftretende Symptomenbild auch auf ähnliche Weise zu stande kommt wie der charakteristische Symptomenkomplex der Infektionskrankheiten. Von letzterem wissen wir durch die neueren Forschungen auf dem Gebiete der Bakteriologie, dafs er die Folge einer Vergiftung vorstellt, welche durch gewisse von den eingewanderten Bakterien ausgeschiedene giftige Stoffwechselprodukte, die sogenannten Toxine [1]), hervorgerufen wird. Wie die Bakterien scheiden aber auch die verschiedensten anderen Formen der lebendigen Substanz giftige Stoffe in ihrem Stoffwechsel aus, und es ist daher nicht ungerechtfertigt, anzunehmen, dafs auch die Muskeln in ihrem Stoffwechsel solche Toxine produzieren, die innerhalb der gewöhnlich vorhandenen Menge keine Wirkungen hervorrufen, die aber wirkliche Vergiftungserscheinungen erzeugen, sobald sie sich bei angestrengter Muskeltätigkeit in gröfserer Menge im Körper anhäufen. Dafs diese Vermutung in der Tat richtig ist, haben denn auch verschiedene Versuche direkt bewiesen.

Die ersten wichtigen Versuche waren die von Ranke [2]), welcher fand, dafs er einen ermüdeten Muskel wieder leistungsfähig machen konnte, wenn er ihn mit einer verdünnten Kochsalzlösung, die bekanntlich indifferent für lebendige Gewebe ist, auswusch. Es mufsten also im Muskel durch die Tätigkeit gewisse „Ermüdungsstoffe“ entstanden und aufgehäuft sein, welche auf die Muskelsubstanz selbst lähmend wirkten, nach deren Fortschaffung aber der Muskel seine Arbeitsfähigkeit wieder gewinnt. Das konnte Ranke durch folgenden Versuch tatsächlich bestätigen. Er machte ein wässeriges Extrakt aus Muskeln, die stark ermüdet waren, und spritzte dasselbe einem frischen Muskel durch die Blutgefäfse ein. Die Folge davon war, dafs dieser Muskel alsbald seine Leistungsfähigkeit verlor und sich ganz ähnlich wie ein ermüdeter Muskel verhielt. Es ist also durch diesen Versuch in der Tat bewiesen, dafs Ermüdungserscheinungen durch das Anhäufen gewisser Stoffwechselprodukte im Muskel entstehen und durch das Ausspülen derselben wieder beseitigt werden können. In neuerer Zeit hat Mosso [3]) einen dem Rankeschen analogen Versuch am Hunde angestellt. Wenn er einem in Narkose befindlichen Hunde Blut von einem anderen normalen Hunde einspritzte, blieb derselbe ebenfalls vollständig normal. Nahm er aber statt dessen zur Einspritzung Blut von einem ermüdeten Hunde, dessen Muskeln durch Tetanisieren mit dem elektrischen Strom auch nur zwei Minuten lang in heftige Kontraktion versetzt worden waren, so traten sofort charakteristische Ermüdungserscheinungen ein: die Atmung wurde beschleunigt bis zur Atemnot, und das Herz begann heftig zu schlagen. Die im Muskel erzeugten „Ermüdungsstoffe“ bleiben also nicht im Muskel, sondern werden vom Blut aufgenommen und gelangen so zu den Organen des ganzen Körpers, die sie allmählich vergiften und schliefslich lähmen. Die Geschichte des Läufers von

---

[1]) Vergl. pag. 190.
[2]) Ranke: „Tetanus.“ Leipzig 1865.
[3]) Mosso: „Die Ermüdung.“ Deutsche Originalausgabe v. J. Glinzer. Leipzig 1892.

Marathon ist das klassische Beispiel für die daraus entstehende Folge von Erscheinungen.

Es wäre indessen falsch, in der Anhäufung von Ermüdungsstoffen die einzige Ursache der Ermüdung erblicken zu wollen. Ein anderer, nicht minder wichtiger Faktor beim Zustandekommen der Ermüdungserscheinungen ist der Verbrauch resp. der Mangel an Ersatzmaterial für die Restitution der durch die Tätigkeit zersetzten lebendigen Substanz. Wie sich experimentell beide Komponenten scharf differenzieren lassen, zeigt folgender Versuch[1]) speziell für die Elemente des Zentralnervensystems.

Bei einem Frosch wird das Blut durch eine gasfreie, 0,8-prozentige Kochsalzlösung verdrängt, so dafs in den Adern des Tieres statt des ernährenden Blutes eine völlig indifferente Flüssigkeit zirkuliert, die nur durch ihren Mangel an Nährstoffen wirkt. Während die Zirkulation dieser Lösung künstlich unterhalten wird, erhält der Frosch eine schwache Dosis Strychnin, wodurch die Erregbarkeit des Zentralnervensystems ins Ungeheuere gesteigert wird. Sofort brechen die heftigsten Krämpfe bei dem Tiere aus. Im Moment, wo das geschieht, wird die künstliche Zirkulation sistiert, so dafs die Neurone des Zentralnervensystems nunmehr ohne Zirkulation angestrengt arbeiten müssen. Infolgedessen kommt es bei der enormen Erregung und Tätigkeit der Neurone sehr schnell einerseits zur Anhäufuug von Ermüdungsstoffen, die ja nicht mehr herausgespült werden, anderseits zum Verbrauch der Ersatzstoffe, die ja nicht mehr neu zugeführt werden. In kurzer Zeit sind die Neurone daher völlig unerregbar geworden. Wird nunmehr die künstliche Zirkulation mit gasfreier Kochsalzlösung wieder in Gang gesetzt, so erholt sich der Frosch bis zu einem gewissen Grade sofort. Die Erregbarkeit kehrt wieder. Diese Erholung kann also nur durch die Herausspülung der Ermüdungsprodukte erzeugt werden, denn neues Nährmaterial wird ja durch die völlig indifferente Lösung nicht zugeführt. Bleibt jetzt aber die Zirkulation eine Zeitlang im Gange, so fängt das Zentralnervensystem bald von neuem an zu ermüden, bis es schliefslich wieder völlig unerregbar geworden ist. Hier kann es sich also nicht mehr um Lähmung durch Ermüdungsstoffe handeln, denn diese werden ja dauernd herausgespült. Hier kann nur der Mangel an Ersatzmaterial die Ursache der von neuem auftretenden Unerregbarkeit sein. In der Tat wird das durch die Probe bestätigt. Wird nämlich jetzt statt der gasfreien eine sauerstoffhaltige Kochsalzlösung durchgespült, so erholt sich der Frosch in 1—2 Minuten von neuem, und zwar jetzt vollständig, ein Beweis dafür, dafs die neuerliche Lähmung durch Mangel an Sauerstoff verursacht war. Nach längerer Durchspülung ermüdet der Frosch aber schliefslich wiederum. Diesmal kann nur der Mangel an anderen, vor allem an kohlenstoffhaltigen Ersatzstoffen die Ursache der Ermüdung bilden. In der Tat kann man einen Frosch, dem man statt einer sauerstoffhaltigen Kochsalzlösung defibriniertes Ochsenblut durch die Adern spült, trotz angestrengter Tätigkeit viele Stunden lang erregbar erhalten.

---

[1]) Verworn: „Ermüdung, Erschöpfung und Erholung der nervösen Zentra des Rückenmarks. Ein Beitrag zur Kenntnis der Lebensvorgänge in den Neuronen.“ In Arch. f. Anat. und Physiol., physiolog. Abt. 1900, Suppl. — „Ermüdung und Erholung.“ Vortrag, geh. in der Hufelandschen med.-chir. Ges. zu Berlin am 6. Dez. 1900. In Berl. klin. Wochenschrift 1901.

Nach alledem müssen wir bei den Ermüdungserscheinungen, und zwar jedenfalls nicht blofs der Neurone und der Muskeln, sondern überhaupt aller lebendigen Substanz, zwei ganz verschiedenartige Komponenten unterscheiden, einerseits die Anhäufung von Zersetzungsprodukten, die durch die angestrengte Tätigkeit entstehen, und anderseits den Verbrauch und mangelhaften Ersatz der zur Restitution der lebendigen Substanz nötigen Stoffe, vor allem des Sauerstoffs. Um diese beiden grundverschiedenen Momente auch sprachlich zu unterscheiden, wird es daher zweckmäfsig sein, die durch Vergiftung mit den eigenen Zersetzungsprodukten entstehende Lähmung als „Ermüdung" im engeren Sinne, die aus dem Verbrauch und mangelnden Wiederersatz der lebendigen Substanz entspringende Lähmung dagegen als „Erschöpfung" zu bezeichnen.

2. Erregung und Lähmung.

Halten wir zunächst daran fest, dafs Erregung und Lähmung nur quantitative Gegensätze sind. Beide stellen nur verschiedene Grade einer und derselben Erscheinung, des Lebens, vor, und zwar die Erregung eine Steigerung, die Lähmung eine Herabsetzung der normalen Intensität der Leberserscheinungen.

Wir haben im vorigen Abschnitt gesehen, dafs durch Überreizung Lähmungserscheinungen hervorgerufen werden können. Diese Tatsache ist wichtig, denn sie zeigt uns, dafs dieselben Reize, die bei geringer Intensität oder kurzer Dauer Erregung hervorrufen, bei höherer Intensität und längerer Dauer gerade die entgegengesetzten Wirkungen, d. h. Lähmungen, erzeugen können.

Die Ermüdungserscheinungen, die wir soeben kennen gelernt haben, sind aber nur ein einzelnes Beispiel für dieses Verhältnis zwischen Erregung und Lähmung, das im übrigen viel weiter verbreitet ist. Die erregenden und lähmenden Wirkungen der Reize, die wir früher kennen lernten, liefern uns noch eine Reihe anderer Beispiele dafür. Ein vollständiges Analogon zu den Ermüdungserscheinungen bilden in dieser Richtung die Wirkungen vieler Narkotika. Es ist, wie es scheint, eine weit verbreitete Wirkungsweise dieser Stoffe, dafs sie in sehr geringen Dosen oder im Beginn der Einwirkung Erregungserscheinungen erzeugen, während mit steigender Einwirkung mehr und mehr sich Lähmungserscheinungen bemerkbar machen, die anscheinend zu einem vollständigen Stillstand des Lebens führen können[1]). Durch geringe oder kurzdauernde Einwirkung von Äther- oder Chloroformdämpfen auf Wimperinfusorien sehen wir z. B. die Wimperbewegung bis zu rasender Schnelligkeit gesteigert. Die Erregung dieser Wimperzellen erreicht einen so hohen Grad, dafs sie pfeilschnell vermöge ihres beschleunigten Wimperschlages durch das Wasser schiefsen. Wird die Dosis oder die Dauer der Einwirkung des Narkotikums aber nur wenig gesteigert, so wird die Wimperbewegung langsamer und langsamer, bis schliefslich vollständige

[1]) Vergl. pag. 397 ff.

Lähmung erfolgt und das Infusorium bewegungslos liegen bleibt. Dieselben Erscheinungen sind bei verschiedenen Narkoticis und an mannigfaltigen Formen der lebendigen Substanz beobachtet worden.

Ein anderes Beispiel dafür, dafs mit steigender Reizintensität die Erregung zunächst steigt, dann aber von einem bestimmten Punkte an einer Lähmung Platz macht, liefert uns der Wärmereiz [1]). Die Lebenserscheinungen erfahren im allgemeinen mit zunehmender Temperatur eine Steigerung bis zu einem gewissen Temperaturgrade, der für die verschiedenen Formen der lebendigen Substanz und für die verschiedenen Lebenserscheinungen derselben Form sehr verschieden hoch gelegen ist. Hier erreicht die Erregung ihr Maximum. Wird aber dieser Temperaturgrad überschritten, so nimmt die Erregung schnell ab und macht einer vollkommenen Lähmung, der Wärmestarre, Platz. Das Wachstum und die Entwicklung der Eizellen, die Protoplasma- und Flimmerbewegung der einzelnen Organismen liefern deutliche Beispiele dafür.

Aus dem Gebiete anderer Reize würden sich leicht ebenfalls Beispiele für die Tatsache finden lassen, dafs steigende Reizintensität zunächst steigende Erregung, dann Lähmung erzeugt.

Allein, dieses Verhältnis von Erregung und Lähmung gilt nur für Reize, die, wie z. B. die Zunahme der umgebenden Temperatur, in einer Steigerung der Faktoren bestehen, welche unter normalen Verhältnissen als Lebensbedingungen auf den Organismus einwirken, oder die, wie z. B. die Giftreizungen, aus einem Zutritt fremder Faktoren resultieren. Reize dagegen, die, wie z. B. die Abnahme der Umgebungstemperatur, auf einer Herabsetzung der Lebensbedingungen beruhen, rufen häufig mit fortschreitender Intensität ohne vorherige Erregung eine Lähmung der Lebenserscheinungen hervor.

So sehen wir z. B. bei vielen Organismen mit abnehmender Temperatur die Energie der Lebenserscheinungen sinken, bis, bei den verschiedensten Objekten sehr verschieden schnell, anscheinend vollständige Lähmung eintritt. Die Versuche Kühnes [2]) an Amöben, bei denen die Protoplasmabewegung um 0° C. in Kältestarre vollkommen still stand, sowie eine Reihe anderer, früher besprochener Erscheinungen liefern Beispiele dafür. So sehen wir ferner mit Abnahme der Feuchtigkeit die Intensität der Lebenserscheinungen sinken, bis sie zum vollständigen Stillstand gelangen. Das Verhalten der eingetrockneten scheintoten Organismen kann hierfür als Beleg dienen. So sehen wir schliefslich mit Abnahme der Nahrung und des Sauerstoffs die Lebenserscheinungen erlahmen und, wie z. B. die Protoplasmabewegung der Amöben, Rhizopoden etc., die Erregbarkeit und Leitfähigkeit des Nerven etc., in einer reinen Wasserstoff- oder Sauerstoffatmosphäre verschwinden.

Freilich darf nicht übersehen werden, dafs Fälle bekannt sind, in denen mit sinkender Temperatur, wie beim Rückenmark des Frosches und bei der Infusoriengattung Stylonychia, oder mit Abnahme des Wassergehalts, wie beim austrocknenden Nerven und Muskel, oder

---

[1]) Vergl. pag. 422.

[2]) Kühne: „Untersuchungen über das Protoplasma und die Kontraktilität.“ Leipzig 1864.

schliefslich mit Abnahme des Sauerstoffes, wie bei der Erstickung der Warmblüter im sauerstoffleeren Raum, sich Erregungserscheinungen bemerkbar machen. Diese Fälle müssen uns vor voreiligen Verallgemeinerungen warnen. Sie zeigen uns, dafs hier offenbar nicht ein allgemein gültiges Gesetz für alle lebendige Substanz besteht, und es wäre eine sehr interessante Aufgabe, die Ursache für die ganz merkwürdige Tatsache zu suchen, dafs bei manchen Formen der lebendigen Substanz die Abnahme gewisser als Lebensbedingungen fungierender Faktoren Erregung erzeugt. Immerhin gibt es zweifellos eine grofse Zahl von Fällen, in denen sowohl eine Steigerung wie eine Herabsetzung der Lebensbedingungen über einen gewissen Grad hinaus Lähmung erzeugt, und in denen zwischen diesen beiden Punkten die Erregung zu einem Maximum ansteigt.

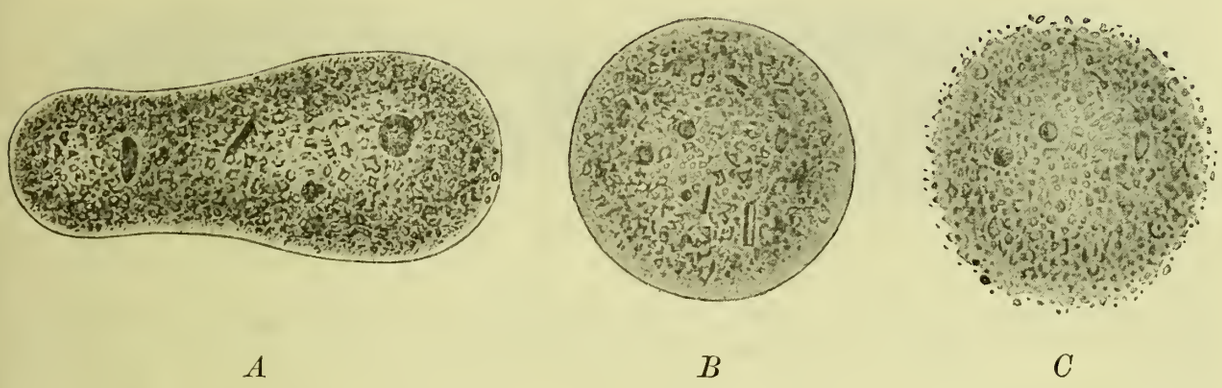
3. Tod durch Überreizung.

Der Enderfolg andauernder oder starker Überreizung ist schliefslich stets der Tod; doch ist die Art, wie er sich entwickelt, je nach den Umständen im einzelnen Fall verschieden.

Bei andauernder, nicht allzu starker Reizung entwickelt er sich ziemlich allmählich, und man kann die Stadien des Reizerfolgs in solchen Fällen am besten verfolgen. Als Beispiel mag uns die Wirkung der Narkotika dienen. Setzen wir z. B. eine Infusorienzelle, etwa das Wimperinfusorium Spirostomum, der Einwirkung von Äther- oder Chloroformdämpfen aus, so sehen wir zuerst das Stadium der Erregung, in dem die Wimperbewegung beschleunigt wird. Allmählich läfst bei andauernder Einwirkung die Erregung mehr und mehr nach, und es beginnt das Stadium der Lähmung, bis vollständiger Stillstand des Wimperschlages eingetreten ist. Aus diesem Stadium läfst sich durch Unterbrechung der Reizwirkung und Wiederherstellung der normalen Lebensbedingungen das Leben noch zurückrufen. Dauert dagegen die Einwirkung noch weiter fort, so ist dies nicht mehr möglich: die Narkose ist unmittelbar in den Tod übergegangen. Die gleiche Folge von Wirkungen zeigt bei stetiger Zunahme seiner Intensität der Wärmereiz. Die Protoplasmabewegung der Amöben nimmt mit steigender Temperatur zu bis gegen 35° C. Hier nimmt die Bewegung plötzlich ab; die Amöben verharren im Kontraktionsstadium und machen höchstens noch ganz schwache Bewegungen, die bei wenig höherer Temperatur ganz aufhören. Das ist der Punkt der Wärmestarre. Nach Abkühlung von diesem Temperaturgrad kehrt die Bewegung wieder zurück. Steigt aber die Temperatur über 40°, so geht die Wärmelähmung in den Tod über. Bei der Wärmereizung haben wir, von dem Temperaturminimum beginnend bis zum Temperaturmaximum hinauf, die ganze Folge der Reizwirkungen in gröfster Deutlichkeit vor uns: Stillstand der Lebenserscheinungen in Kältestarre, steigende Erregung, Lähmung in Wärmestarre und schliefslich Tod.

Nicht immer ist die ganze Erscheinungsreihe bis zum Tode in dieser Weise entwickelt. Sehr häufig fehlt das eine oder das andere Stadium ganz. Das hängt teils von der speziellen Beschaffenheit der

lebendigen Substanz, teils von der Art und Weise der Reizung ab. Namentlich werden bei Einwirkung sehr hoher Reizintensitäten oft alle Stadien übergangen, und es erfolgt sogleich der Tod. Bisweilen tritt erst ein kurzes Erregungsstadium ein, aber die hochgradige Erregung wird sogleich vom Tode gefolgt. Wenn wir Pelomyxa, während sie ruhig kriecht, nur schwach mit Säuren, Alkalien, Chloroform etc. chemisch reizen, so zieht sie sich in wenigen Sekunden kuglig zusammen (Fig. 249 *B*), zeigt also den Ausdruck hochgradiger kontraktorischer Erregung. Erst im Verlauf längerer, gleichbleibender Einwirkung des Reizes beginnt der Protoplasmakörper von der Peripherie her körnig zu zerfallen (Fig. 249 *C*). Lassen wir dagegen den chemischen Reiz gleich von vornherein in gröfserer Intensität auf den in ruhiger Ausstreckung befindlichen Körper einwirken, so hat der Ausdruck eines Erregungsstadiums gar nicht erst Zeit zu seiner Entwicklung. Der Körper beginnt, ohne sich vorher zur Kugel zu kon-



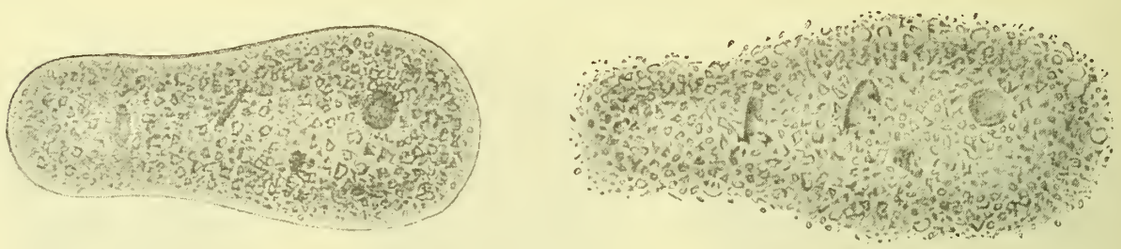
A *B* *C*

Fig. 249. Pelomyxa palustris. *A* Kriechend, *B* infolge schwacher chemischer Reizung kontrahiert, *C* bei längerer Reizwirkung körnig zerfallend.

trahieren, in der Form, die er im Moment der Reizung hatte, sofort körnig zu zerfallen (Fig. 250 *B*). Hier tritt also infolge der Reizung unmittelbar der Tod ein, während die anderen Stadien der Reizwirkung nicht Zeit haben, sich äufserlich zu entwickeln. Dasselbe sehen wir bei galvanischer Reizung. Reizen wir Actinosphaerium mit schwachen galvanischen Strömen, so treten die typischen Erscheinungen kontraktorischer Erregung an der Anode ein. Die Pseudopodien zeigen zentripetale Strömung ihres Protoplasmas, das sich zu kleinen Kügelchen und Spindelchen zusammenballt und dem Körper zufliefst, bis die Pseudopodien eingezogen sind. Wenden wir dagegen sogleich einen starken galvanischen Strom an, so hat das Protoplasma nicht erst Zeit, Kontraktionserscheinungen zur Ausbildung zu bringen, sondern es tritt sofort Zerfall des Protoplasmas an der Anodenseite ein.

Der äufserlich sichtbare körnige Zerfall des Protoplasmas infolge übermaximaler Reizung ist ein wertvolles Zeichen, wenn es sich, wie z. B. bei der Reizung mit dem galvanischen Strom, darum handelt, die Lokalisation einer Erregung festzustellen an Objekten, die sonst nicht ohne weiteres einen deutlich sichtbaren Ausdruck der Erregung erkennen lassen. In solchen Fällen braucht man nur übermaximale Stromintensität anzuwenden, und man erkennt an dem körnigen Zerfall des Protoplasmas sofort die Stelle, an welcher die Erregung lokalisiert war. Freilich ist das auch nur bei solchen Formen der lebendigen

Substanz möglich, die überhaupt im Moment des Todes den körnigen Zerfall zeigen. Es gibt aber eine grofse Zahl von Zellformen, besonders solche, die mit einer festen Membran versehen sind, welche beim Absterben überhaupt nicht körnig zerfallen. Hefezellen z. B. kann man auf verschiedene Weise töten durch Überreizung, ohne dafs der Körper zerfällt. Ihr Tod wird nur indirekt dadurch angezeigt, dafs zugleich mit ihm die Fähigkeit, sich in Nährlösungen durch Sprossung zu vermehren, verloren gegangen ist. Auf die verschiedenen Erscheinungsformen, unter denen der Tod eintritt, brauchen wir indessen hier nicht mehr näher einzugehen, da wir dieselben bereits früher kennen gelernt haben [1]). Die Überreizung in ihrer allgemeinsten Bedeutung ist nichts anderes als das, was wir an anderer Stelle als äufsere Todesursachen bezeichnet haben. Es bedarf daher auch nicht erst besonderer Erwähnung, dafs die Überreizung nicht nur, wenn



A *B*

Fig. 250. Pelomyxa palustris. *A* Kriechend, *B* infolge starker chemischer Reizung körnig zerfallend.

sie in einer Steigerung, sondern auch, wenn sie in einer Herabsetzung der als Lebensbedingungen wirkenden Faktoren besteht, schliefslich stets den Tod zu Folge hat. Wir haben ja bereits gesehen, dafs sowohl eine Überschreitung des Minimums als des Maximums der Lebensbedingungen zu tödlichem Ausgange führt.

* *
*

Wir haben das Leben in einem früheren Kapitel als eine Naturerscheinung aufzufassen gelernt, die wie alle Naturerscheinungen zu stande kommt, wenn ein bestimmter Komplex von Bedingungen erfüllt ist. Werden die Bedingungen verändert, so ändert sich auch die Erscheinung; fallen sie ganz fort, so hört auch die Erscheinung auf. In den Reizen haben wir nunmehr solche Veränderungen der Lebensbedingungen kennen gelernt. Unter dem Einflufs der Reize verändern sich die Lebenserscheinungen und hören ganz auf, wenn die Reize eine bestimmte Grenze überschreiten.

Sehen wir ab von der geringen Zahl der bisher noch wenig untersuchten und aufgeklärten Fälle, wo, wie in den metamorphotischen Prozessen der Nekrobiose, unter dem Einflusse von Reizen die Lebenserscheinungen in eine perverse Bahn gedrängt und qualitativ verändert werden, so bemerken wir, dafs die Reize innerhalb gewisser Grenzen nur eine einzige Art der Wirkung entfalten, die darin be-

[1]) Vergl. pag. 343 ff.

steht, dafs sie die Lebenserscheinungen nur quantitativ, nur graduell verändern, indem sie ihre Intensität entweder steigern oder herabsetzen. Die Reize rufen also in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle nicht neue Erscheinungen hervor, sondern erzeugen nur eine Erregung oder Lähmung der schon bestehenden spezifischen Lebenserscheinungen jedes Objekts.

Dabei ist besonders bemerkenswert, dafs die verschiedenartigsten Reizqualitäten vollkommen gleiche Wirkungen an demselben Objekt hervorrufen. Eine Amöbe können wir durch chemische, mechanische, thermische, galvanische Reize zur Einziehung ihrer Pseudopodien und Annahme der Kugelgestalt veranlassen; die Zellen eines Flimmerepithels können wir auf chemische, mechanische, thermische, galvanische Reizung mit einer Beschleunigung der Flimmerbewegung antworten sehen, und bei Noktiluken können wir durch chemische, mechanische, thermische, galvanische Reize Lichtentwicklung erzeugen.

Diese wichtige Tatsache zeigt uns, dafs in jeder lebendigen Substanz eine aufserordentlich grofse Neigung zu einer ganz spezifischen Folge von Prozessen bestehen mufs, und zwar zu derselben Folge von Prozessen, die in geringerem Mafse schon spontan sich abspielt und in den Lebenserscheinungen ihren Ausdruck findet, so dafs die leisesten Anstöfse der verschiedensten Art sofort die Auslösung dieser charakteristischen Folge von Prozessen befördern. Wie das Nitroglycerinmolekül durch mechanische sowohl als durch galvanische oder durch thermische Einwirkungen zum explosiven Zerfall in stets gleiche Bestandteile veranlafst werden kann, so kann auch in jeder Form der lebendigen Substanz durch die verschiedenartigsten Reize immer die Folge ihrer spezifischen Lebensprozesse in gesteigertem Mafse ausgelöst werden. Anderseits kann auch diese Folge von Prozessen durch gewisse Reize verzögert und ganz zum Stillstand gebracht werden, ebenso wie die Explosibilität der Explosivstoffe durch bestimmte Einwirkungen, etwa Befeuchtung mit Flüssigkeiten, herabgesetzt oder aufgehoben werden kann.

Was Johannes Müllers grofse Entdeckung der spezifischen Energie der Sinnessubstanzen für die mit Sinnesorganen versehenen Tiere gelehrt hat[1]), das ist also eine Erscheinung, die ganz allgemeine Verbreitung hat und tief im Wesen aller lebendigen Substanz begründet ist. Alle lebendige Substanz besitzt eine spezifische Energie im Sinne Johannes Müllers, denn innerhalb gewisser Grenzen rufen ganz verschiedenartige Reize an der gleichen Form der lebendigen Substanz die gleichen Erscheinungen hervor, während umgekehrt der gleiche Reiz an verschiedenartigen Formen der lebendigen Substanz eine ganz verschiedene und für jede Form charakteristische Wirkung erzeugt[2]).

---

[1]) Vergl. pag. 21.

[2]) Vergl. hierzu E. Hering: „Über die spezifischen Energien des Nervensystems.“ In Lotos, Jahrb. f. Naturw. Prag, neue Folge, Bd. 5, 1884. — Verworn: „Erregung und Lähmung.“ Vortrag gehalten auf der 68. Vers. deutscher Naturf. und Ärzte zu Frankfurt a. M. 1896.

Sechstes Kapitel.

Vom Mechanismus des Lebens.

I. Der Lebensvorgang.
   A. Der Stoffwechsel des Biogens.
      1. Das Biogen.
      2. Der Biotonus.
   B. Die Wirkung der Reize auf den Stoffwechsel des Biogens.
      1. Die Veränderung des Biotonus bei totaler Reizung.
      2. Die Interferenz von Reizwirkungen.
      3. Die polare Veränderung des Biotonus und der Mechanismus der Achseneinstellung bei einseitiger Reizung.

II. Die Mechanik des Zelllebens.
   A. Die Rolle von Kern und Protoplasma im Leben der Zelle.
      1. Die Theorie von der Alleinherrschaft des Kerns in der Zelle.
      2. Kern und Protoplasma als Glieder in der Stoffwechselkette der Zelle.
   B. Ableitung der elementaren Lebenserscheinungen aus dem Stoffwechsel der Zelle.
      1. Die Stoffwechselmechanik der Zelle.
         a. Stoffwechselschema der Zelle.
         b. Mechanik der Aufnahme und Abgabe von Stoffen.
      2. Die Formwechselmechanik der Zelle.
         a. Das Wachstum als Grunderscheinung des Formwechsels.
         b. Entwicklungsmechanik.
         c. Struktur und Flüssigkeit.
         d. Vererbungsmechanik.
      3. Die Energiewechselmechanik der Zelle.
         a. Der Energiekreislauf in der organischen Welt.
         b. Das Prinzip des chemischen Energiewechsels in der Zelle.
         c. Die Quelle der Muskelkraft.
         d. Theorie der Kontraktions- und Expansionsbewegungen.

III. Die Verfassungsverhältnisse des Zellstaates.
A. Selbständigkeit und Abhängigkeit der Zellen.
B. Differenzierung und Arbeitsteilung der Zellen.
C. Zentralisation der Verwaltung.

Ein Prinzip, das schon die mythischen Vorstellungen der alten Kulturvölker in poëtischer Personifikation als die Ursache des gesamten Weltlebens hinstellten, ist es, welches auch nach dem Stande unserer heutigen wissenschaftlichen Erkenntnis den sämtlichen Lebenserscheinungen zu Grunde liegt. Es ist dasselbe Prinzip, das bei den meisten Völkern in der Allegorie eines wechselnden Kampfes zweier feindlicher Gewalten einen uralten Ausdruck gefunden hat. Es ist das Leben und Sterben, das der alte Ägypter in den Gestalten des Horus und Typhon personifizierte, es ist das Blühen und Welken, das der Germane in die Sage vom Baldur und Loki kleidete, es ist der Kampf des Ahriman mit dem Ormuzd, in dem sich der Perser den Wechsel des Guten mit dem Bösen im Leben versinnlichte, es ist der Zwiespalt zwischen Gott und dem Teufel, in dem der mittelalterliche Christ das alles erschaffende, positive Element in seinem Gegensatz zum alles zerstörenden „Geist, der stets verneint", erblickte, es ist endlich der ewige Wechsel vom Werden und Vergehen, von Aufbau und Zerfall, der jedes lebendige Wesen beherrscht und alles lebendige Geschehen in der Welt erzeugt.

In der fortwährenden Bildung und Zersetzung von lebendiger Substanz, oder kurz in dem ununterbrochenen Stoffwechsel haben wir den eigentlichen Lebensvorgang erkannt, der den körperlichen Lebenserscheinungen zu Grunde liegt. Jetzt, nachdem wir diese Lebenserscheinungen kennen gelernt, nachdem wir die Bedingungen, unter denen sie eintreten, untersucht, nachdem wir die Veränderungen, welche sie unter dem Einfluſs äuſserer Einwirkungen erfahren, festgestellt haben, jetzt sind wir an dem Punkte angelangt, wo wir versuchen müssen, die Brücke zwischen dem Lebensvorgang und den Lebenserscheinungen zu schlagen und, soweit es der jetzige Stand unserer Erfahrungen gestattet, die Lebenserscheinungen mechanisch aus dem Lebensvorgang abzuleiten, denn die Erforschung des Lebensmechanismus bildet den Kernpunkt der ganzen Physiologie der körperlichen Lebenserscheinungen.

I. Der Lebensvorgang.

Die Erfahrungen über die einzelnen Momente des Stoffwechsels der lebendigen Substanz sind, wie uns unsere frühere Behandlung dieses Gegenstandes[1]) gezeigt hat, bisher leider noch sehr lückenhaft. Es liegt daher in der Natur der Sache, daſs wir von einer vollständigen Erforschung des Mechanismus der körperlichen Lebenserscheinungen noch weit entfernt sind, und daſs wir uns diesem Ziele in der Physiologie nur langsam nähern können. Ein wesentlicher Fortschritt in dieser Richtung ist aber nur von dem eingehenden Studium der Vorgänge in der Zelle zu er-

[1]) Vergl. pag. 192.

warten, denn die Zelle ist der Ort, wo der Lebensvorgang selbst seinen Sitz hat, und wo wir bereits die sämtlichen Lebenserscheinungen in ihrer einfachsten Form vorfinden. Solange sich die bisherige Organphysiologie nicht mehr und mehr in zellularphysiologischem Sinne vertieft, solange können wir nicht hoffen, der Erkenntnis des feineren Lebensmechanismus wesentlich näher zu rücken. In dieser Richtung sind aber bisher nur die ersten Schritte getan.

Versuchen wir es dennoch, uns auf Grund der bisherigen Erfahrungen, soweit es möglich ist, ein Bild von dem Lebensvorgang in der lebendigen Substanz zu machen, so kann es begreiflicherweise nur eine Skizze sein, in der die allgemeinsten Momente in groben Zügen angedeutet sind, eine Skizze, die aber für eine planmäfsige Weiterforschung unabweisbares Bedürfnis und notwendige Grundlage ist.

A. Der Stoffwechsel des Biogens.

1. Das Biogen.

Wir haben in einem früheren Kapitel gesehen, dafs die Charakteristik der lebendigen Organismen den scheintoten sowohl wie den toten gegenüber, ganz allgemein betrachtet, in dem Stoffwechsel liegt, dessen Ausdruck eben die Lebenserscheinungen sind. Es ist aber notwendig, von dieser allgemeinen Tatsache aus noch einen Schritt weiter zu gehen.

Wenn wir uns erinnern, dafs wir bei der Feststellung der chemischen Verbindungen, welche die lebendige Substanz zusammensetzen, ausschliefslich auf die Untersuchung der toten Zelle angewiesen waren, so bleiben uns jetzt zur Vervollständigung unseres Bildes von der lebendigen Substanz noch zwei Fragen zu beantworten, nämlich erstens: Kommen die chemischen Verbindungen, die wir in der toten Zelle gefunden haben, auch in der lebendigen Zelle als solche vor? — und zweitens: Haben wir in der lebendigen Zelle noch andere Verbindungen, die in der toten Zelle nicht mehr vorhanden sind, die also mit dem Leben der Zelle untrennbar verbunden waren?

Die erste dieser Fragen ist verhältnismäfsig leicht zu entscheiden. Eine sorgfältige Vergleichung besonders der geformten Körper, die als Reservestoffe lange Zeit unverändert in der lebendigen Zelle zu finden sind, mit den entsprechenden Stoffen der toten Zelle zeigt uns, dafs sowohl Körper der Eiweifsgruppe, als Kohlehydrate, als auch Fette, also die drei Hauptgruppen der organischen Verbindungen, und ebenso deren Zersetzungsprodukte, kurz die wesentlichen Stoffe, die wir in der toten Zelle gefunden haben, sämtlich auch in der lebendigen Zelle vorkommen.

Es bleibt also nur die Frage übrig, ob daneben auch noch Verbindungen in der lebendigen Substanz existieren, die sich beim Tode der Zelle zersetzen, so dafs sie in der toten Zelle nicht mehr zu finden sind. Eine Vergleichung des chemischen Verhaltens der lebendigen und der toten Zellsubstanz zwingt uns in der Tat zu dieser Annahme. Die physiologische Chemie hat gezeigt, dafs zwischen der lebendigen und der toten Zellsubstanz ganz wesentliche chemische Unterschiede existieren, Unterschiede, die beweisen, dafs die lebendige

Substanz beim Sterben tiefgreifende chemische Veränderungen erfährt. Ein weit verbreiteter Unterschied zwischen der lebendigen und der toten Zellsubstanz besteht z. B. in ihrer Reaktion. Die fast ausnahmslos alkalische oder neutrale Reaktion der lebendigen Substanz geht mit dem Tode in der Regel in die saure Reaktion über. Sehr bemerkenswerte Veränderungen erfahren ferner gewisse Eiweifskörper, die in der lebendigen Zellsubstanz in Lösung sind, wie z. B. das Myosin des Muskels. Diese Eiweifskörper gerinnen mit dem Tode und gehen in den festen Zustand über, der für weitere chemische Umsetzungen sehr ungeeignet ist. Ähnliche Veränderungen beim Sterben der lebendigen Substanz hat uns die physiologische Chemie in gröfserer Zahl gezeigt. Alle diese Erfahrungen beweisen aber, dafs in der lebendigen Substanz gewisse chemische Verbindungen beim Absterben Umsetzungen erfahren, so dafs in der Tat in der lebendigen Zellsubstanz Stoffe existieren, die in der toten Zellsubstanz nicht mehr zu finden sind.

Der Umstand, dafs diese chemischen Verbindungen nur in der lebendigen Substanz vorhanden sind und mit dem Tode zerfallen, zwingt uns zu dem Schlufs, dafs der Lebensvorgang aufs engste mit ihrer Existenz verknüpft sein mufs. Eine wichtige Eigenschaft dieser Stoffe ist jedenfalls ihre grofse Neigung zu Umsetzungen, die für das Leben ein unentbehrliches Moment bildet. Wenn wir daran denken, wie geringe Ursachen es sind, die den Tod der lebendigen Substanz herbeiführen können, wie fast alle chemischen Stoffe, die überhaupt in Wasser löslich sind, in chemische Wechselwirkung mit der lebendigen Zellsubstanz treten, während sich die tote Zellsubstanz gegen die gleichen Einwirkungen meist ganz indifferent verhält, so müssen wir sagen, dafs die Stoffe, welche die lebendige gegenüber der toten Zellsubstanz auszeichnen, eine sehr lockere Konstitution besitzen.

Noch viel deutlicher werden wir zu diesem Schlufs gedrängt, wenn wir die Tatsache des Stoffwechsels ins Auge fassen. Der Stoffwechsel zeigt uns, dafs die lebendige Zellsubstanz fortwährend zerfällt und sich neu bildet, wie aus der fortwährenden Abgabe und Aufnahme von Stoffen hervorgeht. Dem gegenüber können wir die tote Zellsubstanz unter günstigen Bedingungen aufserordentlich lange aufbewahren, ohne dafs sie nur eine Spur von den Stoffen ausscheidet, welche die lebendige Zellsubstanz dauernd abgibt. Es mufs also die lebendige Zellsubstanz gegenüber der toten durch den Besitz von Atomkomplexen ausgezeichnet sein, die sehr grofse Neigung zu chemischen Umsetzungen haben und sich dauernd von selbst zersetzen. Die grofse Labilität dieser Atomkomplexe geht ferner auch aus der Tatsache hervor, dafs ihre Umsetzungen durch geringe Einwirkungen von aufsen noch bedeutend gesteigert werden könnnen, wie die Erregung des Stoffwechsels durch Reize deutlich zeigt. Da aber der Stoffwechsel den eigentlichen Lebensvorgang bildet, so sehen wir ohne weiteres, dafs das Leben direkt auf der Existenz dieser labilen Atomkomplexe beruht. Es ist daher gerechtfertigt, auf diese Stoffe näher einzugehen und ihrer Natur noch etwas weiter nachzuforschen.

Beim Aufsuchen dieser bedeutsamen Verbindungen lassen wir uns am besten von der Art der beim Stoffwechsel ausgeschiedenen Zer-

setzungsprodukte leiten. Da finden wir, daſs sich unter anderen Stoffen, wie Kohlensäure, Wasser, Milchsäure etc., die nur die Elemente Kohlenstoff, Wasserstoff und Sauerstoff enthalten, auch Verbindungen finden, die stickstoffhaltig sind. Die stickstofffreien Zersetzungsprodukte könnten möglicherweise aus der Zersetzung von Kohlehydraten, Fetten etc. stammen, die stickstoffhaltigen dagegen können nur aus Umsetzung von Eiweiſskörpern oder ihren Derivaten hervorgehen, denn diese sind die einzigen stickstoffhaltigen Körper, die in jeder lebendigen Substanz vorhanden sind. Dieser wichtige Umstand lenkt unsere Aufmerksamkeit also zunächst auf die Eiweiſskörper.

Daſs wir damit in der Tat auf dem richtigen Wege sind, wird sofort klar, wenn wir uns hier an die Reihe von Erfahrungen über die Eiweiſskörper erinnern, die wir im Laufe unserer früheren Betrachtungen gewonnen haben. Diese Erfahrungen zeigen uns zweifellos, daſs es die Eiweiſskörper sind, welche im Mittelpunkt des ganzen organischen Lebens stehen.

Eine wichtige Tatsache ist schon die, daſs die Eiweiſskörper in allen Fällen, wo nicht groſse Mengen von Reservestoffen, wie Fett, Stärke, Glykogen etc., in der Zelle aufgehäuft sind, bei weitem die gröſste Masse der organischen Verbindungen in der lebendigen Substanz ausmachen. Das weist bereits darauf hin, daſs sie eine bedeutsame Rolle im Leben der Zelle spielen müssen. Die dominierende Stellung der Eiweiſskörper unter den chemischen Verbindungen der lebendigen Substanz wird aber ohne weiteres klar durch den Umstand, daſs die Eiweiſskörper die einzigen Stoffe sind, die ausnahmslos mit Sicherheit in jeder Zelle gefunden werden können. Dazu kommt ferner, daſs die Eiweiſskörper und ihre Verbindungen von allen wichtigeren Stoffen der Zelle die höchste Komplikation ihrer chemischen Zusammensetzung aufweisen, daſs die Eiweiſskörper und ihre Verbindungen die gröſste Anzahl verschiedenartiger Atome in ihren Molekülen vereinigen. Dieser dominierenden Stellung der Eiweiſskörper in der lebendigen Substanz entsprechen denn auch die Erfahrungen, welche wir über die chemischen Beziehungen der stickstofffreien organischen Stoffe, vor allem der Kohlehydrate und Fette, zu den Eiweiſskörpern gewonnen haben, denn wir wissen, daſs diese Stoffe, soweit wir ihr Schicksal überhaupt kennen, entweder zum Aufbau des Eiweiſsmoleküls verbraucht werden oder aus den Umsetzungen des Eiweiſsmoleküls hervorgehen. Das erstere zeigt uns naturgemäſs am deutlichsten die Pflanze, in der ja überhaupt alle organischen Verbindungen erst synthetisch aus einfacheren anorganischen Stoffen hergestellt werden. In der grünen Pflanzenzelle sehen wir aus Kohlensäure und Wasser das erste organische Produkt, den Traubenzucker resp. die Stärke, synthetisch entstehen. Diese Kohlehydrate bilden die organische Grundlage, aus der auf kompliziertem, zum Teil noch unbekanntem Wege unter Mithilfe der aus dem Boden aufgenommenen stickstoff- und schwefelhaltigen Salze sich das Eiweiſsmolekül synthetisch entwickelt. Sehen wir einerseits in der Pflanze am deutlichsten, wie die verschiedenen Stoffe zum Aufbau des Eiweiſsmoleküls dienen, so können wir uns anderseits im Tier am besten von der Tatsache überzeugen, daſs die wichtigsten stickstofffreien Atomgruppen der lebendigen Substanz, vor allem wieder die Kohlehydrate, auch aus dem Zerfall des Eiweiſsmoleküls stammen

können[1]). So hat schon Claude Bernard und neuerdings Mering an Hunden, die durch Hungern glykogenfrei gemacht waren, bewiesen, daſs nach Eiweiſsnahrung wieder Glykogen in gröſserer Menge gebildet wird, daſs also dieses Kohlehydrat aus Umsetzung des Eiweiſses hervorgehen kann. So hat ferner Gaglio festgestellt, daſs die Milchsäure im Körper aus dem Umsatz des Eiweiſsmoleküls stammt, da ihre Menge im Blut nur von der Menge des verzehrten Eiweiſses abhängig ist. Von den stickstoffhaltigen Ausscheidungsprodukten des Körpers liegt es aber ohne weiteres auf der Hand, daſs sie nur aus dem Umsatz der Eiweiſskörper und ihrer Verbindungen herrühren können, da sonst unter den allgemeinen organischen Verbindungen der lebendigen Substanz keine stickstoffhaltigen weiter vorhanden sind. Den schlagendsten Beweis aber dafür, daſs überhaupt alle Stoffe, sowohl stickstofffreie wie stickstoffhaltige, welche in der lebendigen Substanz der Zelle zum Leben notwendig sind, aus chemischen Umsetzungen der Eiweiſskörper stammen können, liefert uns eine der bedeutsamsten Tatsachen der Physiologie, das ist die schon seit langer Zeit bekannte Möglichkeit, Fleischfresser mit reiner Eiweiſsnahrung dauernd am Leben und, wie Pflüger[2]) neuerdings gezeigt hat, bei groſser Leistungsfähigkeit erhalten zu können. Keine Erscheinung beleuchtet besser als diese Tatsache die Herrscherstellung des Eiweiſsmoleküls im Lebensprozeſs.

Ergibt sich also auf der einen Seite aus der Tatsache des Stoffwechsels die Existenz sehr labiler Atomkomplexe in der lebendigen Substanz, mit deren Anwesenheit das Leben untrennbar verknüpft ist, so sehen wir auf der anderen Seite, daſs es die Eiweiſskörper sind, deren Vorhandensein die allgemein notwendige Voraussetzung und den Angelpunkt des Lebens bildet. Suchen wir aber diese beiden Momente miteinander zu vereinigen, so entsteht die unvermeidliche Forderung, in der lebendigen Zellsubstanz neben den bekannten Eiweiſskörpern, die sich auch in der toten Zellsubstanz vorfinden, noch gewisse Eiweiſskörper oder Verbindungen von Eiweiſskörpern anzunehmen, die nur im Leben vorhanden sind und mit ihrem Zerfall das Leben beschlieſsen.

Totes Eiweiſs, wie wir es etwa im toten Hühnerei finden, oder wie es z. B. in Form von Vitellinen in gröſserer Menge auch in lebendigen Eizellen aufgespeichert ist, können wir, wenn es vor Bakterien geschützt ist, auſserordentlich lange stehen lassen, ohne daſs die geringste Zersetzung daran auftritt. Dagegen zersetzen sich gewisse Eiweiſskörper oder Eiweiſsverbindungen der lebendigen Substanz fortwährend von selbst, auch wenn sich dieselbe unter völlig normalen Bedingungen befindet, und die geringste Einwirkung von Reizen steigert die Zersetzung noch mehr, wie aus den abgegebenen Zerfallsprodukten hervorgeht. Pflüger[3]) hat daher, wie wir bereits an anderer

---

[1]) Vergl. pag. 179.

[2]) Pflüger: „Die Quelle der Muskelkraft.“ In Pflügers Arch. Bd. 50, 1891.

[3]) Pflüger: „Über die physiologische Verbrennung in den lebendigen Organismen.“ In Pflügers Arch. Bd. 10, 1875.

Stelle[1]) gesehen haben, schon vor längerer Zeit in seiner inhaltreichen Arbeit über die Oxydation in der lebendigen Substanz auf diesen wichtigen Unterschied zwischen dem Eiweifs in der toten und dem Eiweifs in der lebendigen Zellsubstanz aufmerksam gemacht und das letztere als „lebendiges Eiweifs“ vom toten Eiweifs scharf getrennt. Der fundamentale Unterschied zwischen dem toten und dem „lebendigen Eiweifs“ besteht eben darin, dafs das tote Eiweifsmolekül sich in einem stabilen Gleichgewichtszustande seiner Atome befindet, während das lebendige Eiweifsmolekül eine sehr labile Konstitution besitzt.

Wenn wir so mit Pflüger zu der Annahme eines „lebendigen Eiweifses“ geführt werden, das die lebendige Zellsubstanz von der toten unterscheidet, und auf dessen lockerer Konstitution der Schwerpunkt des ganzen Lebens beruht, so müssen wir uns doch sagen, dafs dieses sogenannte „lebendige Eiweifs“ ein Körper von wesentlich anderer Zusammensetzung sein mufs als die toten Eiweifskörper, wenn auch, wie aus der Beschaffenheit seiner Zersetzungsprodukte hervorgeht, gewisse charakteristische Atomgruppen der Eiweifskörper in ihm enthalten sind. Die grofse Labilität, welche ihn den anderen Eiweifskörpern gegenüber auszeichnet, kann nur bedingt sein durch eine wesentlich andere Konstitution. Ferner wird ein kritischer Kopf mit Recht Anstofs daran nehmen, diese hypothetische Verbindung, die im Mittelpunkt des Lebensprozesses steht, als ein „lebendiges Eiweifsmolekül“ zu bezeichnen, denn es liegt ein gewisser Widerspruch darin, ein Molekül als lebendig zu bezeichnen. Lebendig kann nur etwas sein, was Lebenserscheinungen zeigt. Der Ausdruck „lebendige Substanz“ ist daher wohl gerechtfertigt, denn die lebendige Substanz als Ganzes läfst ja Lebenserscheinungen sehen. Ein Molekül aber kann schlechterdings keine Lebenserscheinungen zeigen, solange es als solches existiert; denn treten irgendwelche Veränderungen an ihm auf, so ist es schon nicht mehr das ursprüngliche Molekül, und bleibt es als Molekül unverändert, so fehlen eben die Lebenserscheinungen an ihm. Die Lebenserscheinungen, die ja auf chemischen Vorgängen beruhen, können nur mit dem Aufbau oder mit dem Zerfall des betreffenden Moleküls verbunden sein, und so ist es aus doppelten Gründen wohl gerechtfertigt, die Verbindung, die im Angelpunkt des Lebens steht, mit einem anderen Namen zu belegen. Um einerseits diesen Körper von den toten Eiweifskörpern zu unterscheiden und anderseits seine hohe Bedeutung für das Zustandekommen der Lebenserscheinungen anzudeuten, scheint es zweckmäfsig, den Namen „lebendiges Eiweifs“ zu ersetzen durch die Bezeichnung „Biogen“. Die Ausdrücke „Plasmamolekül“, „Plassonmolekül“, „Plastidul“ etc., die Elsberg[2]) und Haeckel[3]) angewendet haben, und die sich begrifflich nur in manchen Punkten mit dem Ausdruck „Biogenmolekül“ decken, sind insofern weniger zweckmäfsig, als sie leicht den Anschein erwecken, dafs das Protoplasma ein chemisch einheitlicher Körper wäre, der aus lauter gleichartigen Molekülen bestände, eine Anschauung, die ausdrücklich zurückgewiesen werden

[1]) Vergl. pag. 326.

[2]) Elsberg: In Proceeding of the American Association. Hartford 1874.

[3]) Haeckel: „Die Perigenesis der Plastidule oder die Wellenbewegung der Lebensteilchen.“ Berlin 1876.

muſs. Protoplasma ist nur ein morphologischer Begriff, kein chemischer[1]).

Was wir vom Biogen sagen können, ist auſserordentlich wenig, und wir dürfen uns nicht verhehlen, daſs wir uns hier bereits auf einem sehr dunkeln Gebiet der Physiologie befinden. Allein, da wir noch nicht einmal die Konstitution der Eiweiſskörper selber einigermaſsen sicher kennen, die wir doch jeden Augenblick chemisch zu untersuchen in der Lage sind, ist es begreiflich, daſs wir über das Biogen, dessen Zusammensetzung wir überhaupt nur aus seinen Zerfallsprodukten erschlieſsen können, noch viel weniger Erfahrungen besitzen. Was wir von ihm behaupten können, ist eigentlich nur seine ungemeine Labilität, die ihm eine gewisse Ähnlichkeit mit explosiblen Körpern gibt.

Die Annahme, daſs in der lebendigen Substanz leicht zersetzliche stickstoffhaltige Verbindungen eine wichtige Rolle spielen, ist schon lange vor Pflügers bekannten Erörterungen speziell für den Muskel von Hermann gemacht worden. Auch hat Hermann bereits andere wesentliche Punkte der Biogenhypothese klar ausgesprochen. Mit der Frage nach der speziellen Natur und chemischen Zusammensetzung dieser höchst zersetzlichen Verbindungen hat sich dann Pflüger in besonders eingehender Weise beschäftigt. Etwas später haben Detmer, F. J. Allen und vor kurzem Verworn die gleiche Frage behandelt.

Auf Grund seiner Untersuchungen über den Gaswechsel der Muskeln ist Hermann[2]) schon im Jahre 1867 dazu gelangt, einige wesentliche Punkte der Biogenhypothese auszusprechen. Hermann kam zu dem Schluſs, daſs in der lebendigen Substanz der Muskeln eine zersetzliche organische Verbindung vorhanden sei, die bei der Tätigkeit in einen stickstoffhaltigen und in einen stickstofffreien Komplex zerfalle. Der erstere habe die Fähigkeit, sich synthetisch wieder zu der ursprünglichen Verbindung zu ergänzen und durch Aufnahme von Sauerstoff seine Zersetzlichkeit wieder zu gewinnen. Der letztere dagegen trete in der Form der bekannten Stoffwechselprodukte, vor allem der Kohlensäure, aus der lebendigen Substanz aus. Diese allgemeinen Punkte der Hermannschen Annahme bilden in der Tat den wichtigsten Bestandteil der Biogenhypothese, während manche andere Erwägungen Hermanns heute wohl nicht mehr ganz zutreffen.

Etwas spezieller suchte Pflüger[3]) in die Natur des Biogens einzudringen. Pflüger hat in geistreicher Weise gewisse Tatsachen zu verwerten gesucht, um daraus Schlüsse auf einzelne Eigentümlichkeiten des Biogens zu gewinnen, die auch die groſse Labilität des Biogenmoleküls gegenüber dem toten Eiweiſsmolekül verständlich machen sollen. Der Ausgangspunkt für Pflügers Erörterungen ist eine Vergleichung der Zersetzungsprodukte, welche fortwährend von selbst entstehen bei der Oxydation des „lebendigen“ Eiweiſses, wie sie in der Atmung stattfindet, mit denen, welche durch künstliche Oxydation des toten Eiweiſses gewonnen werden. Dabei zeigt sich ihm die wichtige Tatsache, daſs die stickstofffreien Zersetzungsprodukte in beiden Fällen im wesentlichen übereinstimmen, während

[1]) Vergl. pag. 85.

[2]) L. Hermann: „Untersuchungen über den Stoffwechsel der Muskeln, ausgehend vom Gaswechsel derselben.“ Berlin 1867.

[3]) Pflüger: „Über die physiologische Verbrennung in den lebendigen Organismen.“ In Pflügers Arch. Bd. 10, 1875.

die stickstoffhaltigen nicht die geringste Ähnlichkeit besitzen. „Daraus folgt zunächst, dafs das lebendige Eiweifs im Bereiche seiner Kohlenwasserstoff-Radikale nicht wesentlich verschieden vom Nahrungseiweifs ist.“ Der wichtige Unterschied zwischen beiden liegt vielmehr in der Anordnung der stickstoffhaltigen Atomgruppen. Prüfen wir aber die stickstoffhaltigen Zersetzungsprodukte des lebendigen Eiweifses, wie Harnstoff, Harnsäure, Kreatin etc., sowie die Nukleïnbasen: Adenin, Hypoxanthin, Guanin und Xanthin, so finden wir, dafs sie im Gegensatz zu den stickstoffhaltigen Zerfallsprodukten, die bei Oxydation des toten Eiweifses auftreten, teils aus Cyanverbindungen künstlich hergestellt werden können, teils selbst das Cyan CN als Radikal enthalten. Es ist also im höchsten Grade wahrscheinlich, dafs der Kohlenstoff und der Stickstoff im Biogenmolekül zu Cyan vereinigt sind, ein Radikal, das den toten Eiweifskörpern fehlt. Damit ist ein ganz fundamentaler Unterschied in der Konstitution des Biogens oder, besser, der Biogene, denn es handelt sich ja zweifellos in den verschiedenen Formen der lebendigen Substanz um verschiedenartige Körper der Biogengruppe, und der toten Eiweifskörper gegeben, der auch die grofse Labilität des Biogenmoleküls erklärt, denn das Cyan ist ein Radikal, das eine grofse innere Energiemenge enthält, so dafs die Cyanverbindungen sämtlich starke Neigung zum Zerfall besitzen. Der letztere Umstand gibt uns auch ein Verständnis des Atmungsprozesses, denn wenn bei den Bewegungen der Atome im Biogenmolekül zwei Sauerstoffatome in den Bereich des sehr labilen Cyanradikals kommen, so wird sich bei den lebhaften intramolekularen Schwingungen des Kohlenstoff- und Stickstoffatoms im Cyan das Kohlenstoffatom mit denselben zu dem sehr stabilen Kohlensäuremolekül vereinigen. In der Tat ist auch das Cyan sehr leicht verbrennlich und liefert Kohlensäure bei der Verbrennung. So stellt sich Pflüger vor, dafs die fortwährende Aufnahme von Sauerstoff und Abgabe von Kohlensäure seitens der lebendigen Substanz auf der Anwesenheit des Cyanradikals beruht, und dafs der intramolekulare Sauerstoff die Zersetzbarkeit der lebendigen Substanz wesentlich mit bedingt. Diese Betrachtungen bieten einen Anhaltspunkt für die Art und Weise, wie die Bildung eines Biogenmoleküls aus der aufgenommenen Nahrung in der tierischen Zelle erfolgt. Das mit der Nahrung eingeführte tote Eiweifsmolekül erfährt in der Zelle durch Mitwirkung des schon vorhandenen Biogens eine Umlagerung seiner Atome in der Weise, dafs unter Wasseraustritt sich immer ein Stickstoffatom mit je einem Kohlenstoffatom zum Cyanradikal gruppiert. Die Veränderungen, die dabei notwendig im Bereich der übrigen Atomgruppen des Eiweifsmoleküls auftreten, entziehen sich zwar vorläufig ganz unserer Kenntnis, scheinen aber, wenn wir nach der wesentlichen Übereinstimmung der stickstofffreien Zersetzungsprodukte des lebendigen und des toten Eiweifses urteilen dürfen, nicht von einschneidender Bedeutung zu sein. Durch die intramolekulare Einfügung des eingeatmeten Sauerstoffs gelangt schliefslich das Biogenmolekül auf den Höhepunkt seiner Zersetzbarkeit, so dafs es nur sehr geringer Anstöfse bedarf, um die Vereinigung der Sauerstoffatome mit dem Kohlenstoffatome des Cyans herbeizuführen. Das Material der bei dem explosiven Zerfall des Biogenmoleküls abgesprengten stickstofffreien Atomgruppen kann vom Rest des Biogenmoleküls leicht wieder auf Kosten der in der lebendigen Substanz

vorhandenen Kohlehydrate und Fette, die solche Gruppen enthalten, regeneriert werden, und in der Tat sehen wir ja auch, dafs die letzteren zum Aufbau der Eiweifskörper verbraucht werden. „Das ist wahrscheinlich die wesentliche Bedeutung dieser Satelliten des Eiweifsmoleküls", wie Pflüger sehr treffend die Kohlehydrate und Fette bezeichnet. Stirbt die lebendige Substanz endlich ab, so geht die labile cyanartige Bindung des Stickstoffs unter Wasseraufnahme wieder in den stabileren Zustand des Ammoniakradikals über, indem sich der Stickstoff mit dem Wasserstoff des Wassers vereinigt. Dann haben wir wieder die stabilen Verbindungen des toten Eiweifses, wie es zur Nahrung gedient hat. Das sind in kurzem einige wesentliche Punkte von dem abgekürzten Wege, den die Nahrung bis zum Aufbau des Biogenmoleküls in der tierischen Zelle durchläuft. Der viel längere Weg, der in der Pflanzenzelle von der Aufnahme der einfachsten anorganischen Verbindungen über die Synthese der ersten Kohlehydrate bis zum Aufbau der Biogene führt, ist zur Zeit noch in viel gröfseres Dunkel gehüllt.

Wir haben schon an anderer Stelle[1]) gesehen, dafs die Begründung, welche Pflüger seiner Cyanhypothese gibt, heute nicht mehr stichhaltig ist. Mag man aber über die Frage, ob im Biogenmolekül eine Cyangruppe steckt oder nicht, denken wie man will, so handelt es sich doch dabei immer nur um einen Punkt von speziellerem Interesse. Die allgemeinen Erörterungen Pflügers, die sich mit den von Hermann geäufserten Ansichten im wesentlichen decken, vor allem die Rolle, welche die Einfügung des Sauerstoffes in das Biogenmolekül hinsichtlich der Labilität oder Erregbarkeit desselben spielt, bleiben dadurch unberührt. Ja, gerade der letztere Punkt hat durch neuere Untersuchungen an den Elementen des Zentralnervensystems[2]) eine wesentliche Stütze erhalten (vergl. pag. 501).

Auf pflanzenphysiologischem Gebiet ist besonders Detmer[3]), ausgehend von dem Atmungsprozefs der Pflanzen, durch eine Reihe von ausgezeichneten Untersuchungen, wenn auch nicht zur Cyanhypothese, so doch zu allgemeinen Anschauungen gekommen, ähnlich denen, die Pflüger aus dem Vergleich des toten Eiweifses und der lebendigen Substanz gewonnen hat. Nur in einem wichtigen Punkte weicht Detmer in seinen Anschauungen von Hermann und Pflüger ab, nämlich in Bezug auf die Oxydationsprozesse. Detmer nimmt zwar ebenfalls an, dafs das Biogenmolekül beim Stoffwechsel in einen stickstofffreien und einen stickstoffhaltigen Atomkomplex zerfällt, aber er läfst die Oxydation erst diesem Zerfall folgen. Die Biogenmoleküle besitzen nach ihm von vornherein schon eine sehr labile Konstitution und zersetzen sich daher fortwährend von selbst, und zwar in einen stickstoffhaltigen Atomkomplex, der sich wieder zum vollständigen Molekül regeneriert, und in einen stickstofffreien, der nunmehr erst

---

[1]) pag. 327 ff.

[2]) Verworn: „Ermüdung, Erschöpfung und Erholung der nervösen Centra des Rückenmarks. Ein Beitrag znr Kenntnis der Lebensvorgänge in den Neuronen." In Arch. f. Anat. und Physiol., physiol. Abt. 1900 Suppl. — Derselbe: „Ermüdung und Erholung." In Berl. klin. Wochenschrift 1901.

[3]) Detmer: „Vergleichende Physiologie des Keimungsprozesses der Samen." Jena 1880. — Derselbe: „Der Eiweifszerfall in der Pflanze bei Abwesenheit des freien Sauerstoffes." In Ber. d. deutsch. Bot. Ges., Jahrg. 1892, Bd. 10, Heft 8.

der Oxydation unterliegt und dabei die charakteristischen Verbrennungsprodukte der lebendigen Substanz liefert.

Schliefslich hat F. J. Allen[1]) vor kurzem einige allgemeinere Vermutungen über die Natur der Biogenmoleküle geäufsert, die bereits an anderer Stelle[2]) ausführlich berücksichtigt wurden. Hier sei daher nur noch einmal kurz darauf hingewiesen, dafs nach Allen die Labilität des Biogenmoleküls wesentlich auf den Eigenschaften des in ihm enthaltenen Stickstoffs beruht, der im Kern des Biogenmoleküls gelegen ist und den bei der Atmung aufgenommenen Sauerstoff zunächst locker an sich bindet. Dem Stickstoff wird dann bei den intramolekularen Schwingungen der Atome der Sauerstoff immer wieder von den stärkeren Affinitäten des Kohlenstoffs und Wasserstoffs entrissen, dabei entstehen die charakteristischen Dissoziationsprodukte der lebendigen Substanz, wie Kohlensäure und Wasser.

Schliefslich hat Verworn[3]) den Grundgedanken der „Biogenhypothese“ in ausführlicher Weise durch neues Tatsachenmaterial zu begründen und weiter auszubauen und dabei zugleich die aufserordentliche Fruchtbarkeit der Biogenhypothese für die Erklärung der fundamentalen Lebenserscheinungen an paradigmatischen Beispielen zu demonstrieren gesucht.

Ziehen wir aus allen diesen Spekulationen das Fazit, und lassen wir dabei alle Vermutungen über die speziellere chemische Konstitution der Biogene als vorläufig entbehrlich fort, so gewinnen wir gewissermafsen als Niederschlag aus den betreffenden Untersuchungen eine Hypothese, welche die allgemeinen und übereinstimmenden Ergebnisse in sich vereint, und welche in dieser allgemeinen Form nicht blofs eine sehr grofse Wahrscheinlichkeit, sondern auch eine ungemeine Fruchtbarkeit als Arbeitshypothese besitzt. Nach dieser Biogenhypothese nehmen wir also an, dafs der Stoffwechsel der lebendigen Substanz, der die Basis des ganzen Lebens bildet, bedingt ist durch die Existenz gewisser, sehr labiler Verbindungen, welche den Eiweifskörpern am nächsten stehen und wegen ihrer elementaren Bedeutung für das Leben am besten als Biogene bezeichnet werden. Das Biogen zerfällt in gewissem Mafse fortwährend von selbst, wie sich auch andere organische Körper, z. B. die Blausäure, fortwährend von selbst zersetzen. Bedeutend umfangreicher aber wird der Zerfall des Biogens, wenn auch nur geringe äufsere Reize auf die lebendige Substanz einwirken. Wir haben uns den Zerfall etwa so zu denken, dafs bei den äufserst lebhaften intramolekularen Schwingungen der Atome, die den labilen Zustand hervorrufen, gewisse Atome teils von selbst, teils infolge äufserer Erschütterungen in die Wirkungssphäre anderer geraten, zu denen sie gröfsere Affinität besitzen als zu ihren ursprünglichen Nachbarn, so dafs auf diese Weise stabilere Atomgruppierungen entstehen und als selbständige Verbindungen auftreten. Wir können die Biogene in dieser Beziehung den explosiblen Körpern vergleichen, die ebenfalls einen sehr labilen Gleichgewichtszustand ihrer Atome besitzen und bei Erschütterungen explodieren, d. h. ihre Atome in stabilere Verbindung übergehen lassen, wie z. B. das zum

[1]) F. J. Allen: „What is life?“ In Proceed. of the Birmingham Natural History and Philosophical Society, Vol. 11. Part 1, 1899.

[2]) Vergl. pag. 329.

[3]) Max Verworn: „Die Biogenhypothese. Eine kritisch-experimentelle Studie über die Vorgänge in der lebendigen Substanz.“ Jena 1903.

Dynamit verwendete Nitroglycerin oder Salpetersäure-Triglycerid, das auf mechanische Stöfse oder elektrische Schläge hin in Wasser, Kohlensäure, Stickstoff und Sauerstoff zerfällt:

$$2\ C_3H_5(ONO_2)_3 = 5\ H_2O + 6\ CO_2 + 6\ N + O.$$

Allein, den anderen explosiblen Körpern gegenüber müssen wir offenbar dem Biogen die Eigentümlichkeit beilegen, dafs nicht das ganze Molekül beim Zerfall zu Grunde geht, sondern dafs nur gewisse, durch die Umlagerung sich bildende, und zwar stickstofffreie, Atomgruppen abgesprengt werden, während sich der zurückbleibende stickstoffhaltige Biogenrest auf Kosten der in seiner Umgebnng befindlichen Stoffe wieder zu einem vollständigen Biogenmolekül regeneriert, ebenso wie sich bei der Fabrikation der englischen Schwefelsäure[1]) die aus der Salpetersäure durch Abgabe von Sauerstoff entstandene Untersalpetersäure mit Hilfe des Sauerstoffs der Luft immer wieder zu Salpetersäure regeneriert. Die neben dem Biogen in der lebendigen Substanz noch vorhandenen Stoffe sind nur die „Satelliten" der Biogenmoleküle und dienen entweder zum Aufbau oder stammen aus den Umsetzungen derselben. Es sind bisher keine Stoffe in der lebendigen Substanz bekannt geworden, die nicht zu der Geschichte des Biogens in irgend welcher näheren oder weiteren Beziehung ständen. Dagegen müssen wir aus der Verschiedenheit der Zersetzungsprodukte, die von verschiedenen Zellformen im Stoffwechsel der lebendigen Substanz ausgeschieden werden, mit gröfster Wahrscheinlichkeit folgern, dafs das Biogenmolekül nicht in allen Zellen genau die gleiche chemische Zusammensetzung hat, sondern dafs es verschiedene Biogenkörper gibt, und dafs sogar nicht blofs die Biogene verschiedener Zellen, sondern auch verschiedener Differenzierungen derselben Zelle, wie z. B. des Exoplasmas, der Myoïde oder kontraktilen Fäden, der Muskelfibrillen, der Wimpern etc., auch verschiedene Konstitution haben werden, wenn sie auch im wesentlichen Bau übereinstimmen. Die Biogenmoleküle sind demnach die eigentlichen Träger des Lebens. In dem fortwährenden Zerfall und Wiederaufbau derselben besteht der Vorgang des Lebens, dessen Ausdruck die mannigfachen Lebenserscheinungen sind.

2. Der Biotonus.

Nachdem wir in dem Aufbau und Zerfall des Biogens den einfachsten schematischen Ausdruck des elementaren Lebensvorgangs kennen gelernt haben, müssen wir nunmehr gewisse Verhältnisse des Stoffwechsels, welche sich daraus ergeben, noch etwas näher ins Auge fassen und einige Begriffe fixieren, die zur Klärung der Vorstellungen über den Stoffwechsel von Wichtigkeit sind.

Wir erinnern uns, dafs wir im Stoffwechsel zwei verschiedene Phasen unterschieden, die Assimilation und die Dissimilation. Unter Assimilation verstanden wir die Eigenschaft der lebendigen Substanz, aus den aufgenommenen Nahrungsstoffen fortwährend ihresgleichen aufzubauen, unter Dissimilation, fortwährend wieder in die von ihr ausgeschiedenen Produkte zu zerfallen. Nach unserer obigen Feststellung können wir aber diesen Begriff in einer festeren Form

[1]) Vergl. pag. 134.

fassen und sagen: die Assimilation ist die Gesamtheit aller derjenigen Umsetzungen, welche zum Aufbau dieser Biogenmoleküle führen, während die Dissimilation alle diejenigen Umsetzungen umfafst, welche vom Zerfall des Biogens bis zur fertigen Bildung der ausgeschiedenen Produkte reichen.

Eine solche feste Definition dieser beiden Grundbegriffe der ganzen Stoffwechsellehre ist durchaus notwendig, denn wenn wir einen Blick auf die Geschichte derselben werfen, finden wir, dafs sie vielfach in sehr verschiedener Bedeutung angewendet wurden. Der Begriff der Assimilation, der ursprünglich ganz allgemein die Bildung lebendiger Substanz aus der toten Nahrung im Organismus bezeichnete, ist von den Botanikern bald in einem ganz speziellen Sinne gebraucht worden. Die Pflanzenphysiologie bezeichnet noch heute zum grofsen Teil mit Assimilation ausschliefslich die Synthese der Stärke aus Wasser und Kohlensäure in den Chlorophyllkörpern der grünen Pflanzenzelle. Dieser eng gefafste Begriff ist aber allmählich, und zwar auf tierphysiologischer Seite, wieder erweitert und nicht blofs für die Synthese des ersten organischen Produkts, sondern auch für den Aufbau der komplizierteren Verbindungen der lebendigen Substanz, vor allem der jeder Zellform eigentümlichen Eiweifskörper, aus den aufgenommenen Nahrungsstoffen angewendet worden. Demgegenüber hat Ewald Hering[1]) den Begriff der Assimilation wieder enger gefafst und in einer inhaltreichen kleinen Arbeit die Assimilation scharf vom Wachstum getrennt, wobei er unter Assimilation nur die chemische Veränderung schon vorhandener Teilchen in qualitativer Hinsicht, und zwar die Vervollständigung der Teilchen zum Höhepunkt ihrer Konstitution, versteht, unter Wachstum dagegen keine qualitative Veränderung, sondern eine nur quantitative Vermehrung der vorhandenen Teilchen begreift. Dazu hat Hering zuerst den Begriff der Dissimilation geschaffen und ihn der Assimilation an die Seite gestellt, wobei er wieder die entsprechende Unterscheidung zwischen Dissimilation und Schwund wie zwischen Assimilation und Wachstum traf und als Dissimilation nur die mit der Abtrennung gewisser Stoffe aus den vorhandenen Teilchen verbundene qualitative Veränderung, als Schwund dagegen die nur quantitative Verminderung der Teilchen bezeichnete. Allein, diese scharfe Trennung von Assimilation und Dissimilation einerseits und Wachstum und Schwund anderseits dürfte sich, wenigstens sofern die ersteren auf rein qualitativen, die letzteren auf rein quantitativen Veränderungen der lebendigen Substanz begründet gedacht werden, doch kaum aufrechterhalten lassen. Wir wissen, dafs die Bildung lebendiger Substanz nur unter Mithilfe schon vorhandener lebendiger Substanz stattfindet. Nur wo lebendige Substanz schon existiert, können sich neue Mengen lebendiger Substanz bilden. Das gilt selbst von der Pflanzenzelle, in der die lebendige Substanz in grofsem Mafsstabe erst aus rein anorganischen Stoffen produziert wird. Wir müssen daraus schliefsen, dafs das Biogenmolekül selbst es ist, welches beim Wachstum die zur Bildung von lebendiger Substanz notwendigen Elementarstoffe aus der Nahrung an sich zieht und chemisch bindet, sich also beim Wachsen qualitativ verändert. Die Neigung der Eiweifskörper zur Polymerisation läfst uns, wie schon Pflüger betont hat, dieses Wachstum durch chemische Bindung bis zu einem gewissen Grade

[1]) E. Hering: „Zur Theorie der Vorgänge in der lebendigen Substanz.“ In „Lotos“ Bd. 9. Prag 1888.

verstehen. Anderseits ist auch der Schwund nicht anders denkbar als durch chemischen Zerfall, also durch qualitative Veränderung der lebendigen Teilchen. Aber selbst wenn wir demnach die Regeneration gewisser Teile des Biogenmoleküls von der Neubildung ganzer Biogenmoleküle sowie dementsprechend die Absprengung einzelner Atomgruppen von dem vollständigen Zerfall des Moleküls unterscheiden können, und sogar unterscheiden müssen, so sind das doch immer chemische Veränderungen, die entweder auf den Aufbau oder auf den Zerfall von fertigen Biogenmolekülen gerichtet sind. Die Regeneration ist nur ein Teilvorgang der Bildung eines neuen Biogenmoleküls, und ebenso ist die Abspaltung gewisser Atomgruppen nur eine Teilerscheinung des vollständigen Zerfalls. Auch Hatschek[1]) hat in einer Hypothese über das Wesen der Assimilation das Wachstum mit diesem Vorgang in Beziehung gesetzt, indem er annimmt, dafs das einfache Molekül des lebendigen Eiweifses beim Wachsen fortwährend Elementarstoffe aus der Nahrung an sich zieht, bis es zu einem polymeren Molekül geworden ist, um dann gelegentlich wieder in die einfachen Moleküle zu zerfallen, die von neuem durch Bindung der nötigen Atome und Atomgruppen sich chemisch allmählich zu einem polymeren Molekül entwickeln u. s. f. Hatschek sieht also ebenfalls im Wachsen einen chemischen Vorgang, der nicht prinzipiell von der Regeneration verschieden ist. Nach alledem scheint es zweckmäfsig, die Begriffe der Assimilation und der Dissimilation in dem allgemeinen Sinne anzuwenden, dafs darunter auch die Bildung neuer und der Schwund alter Moleküle einbegriffen ist, und ihnen die obige feste Fassung zu geben:

Assimilation ist die Gesamtheit aller derjenigen Umsetzungen, welche zum Aufbau der Biogenmoleküle führen, während die Dissimilation alle diejenigen Umsetzungen umfafst, welche vom Zerfall der Biogenmoleküle bis zur fertigen Bildung der ausgeschiedenen Stoffwechselprodukte reichen.

Es ist aber wichtig, auf das Verhältnis von Assimilation zu Dissimilation etwas näher einzugehen. Wir wissen, dafs die lebendige Substanz fortwährend in Dissimilation und Assimilation begriffen ist. Hering stellt sich dabei vor, dafs diese Prozesse, die den Stoffwechsel der lebendigen Substanz ausmachen, „in allen kleinsten Teilen des letzteren zugleich stattfinden.“ Auch hierin hat bereits Hatschek eine abweichende Ansicht ausgesprochen und die Schwierigkeit der Vorstellung betont, „dafs das Eiweifsmolekül gleichzeitig Kohlenstoff aufnehme und abspalte“. In der Tat ist es, wenn man nur ein einzelnes Teilchen ins Auge fafst, sehr schwierig, sich diesen Vorgang anschaulich vorzustellen, denn die Abspaltung und die Regeneration irgend welcher Atomgruppen von einem Molekül schliefsen sich zeitlich aus und können, wenn auch momentan, so doch genau genommen, immer nur nacheinander stattfinden, falls man nicht annehmen will, dafs die entsprechenden Atomgruppen, die sich an einer Stelle vom Molekül abtrennen, sich an einer anderen wieder anlagern, eine Vorstellung, die aber Hering selbst zurückweist, indem er gerade betont: „wir dürfen uns nicht verführen lassen, uns die lebendige Substanz etwa

[1]) B. Hatschek: „Hypothese über das Wesen der Assimilation, eine vorläufige Mitteilung.“ In „Lotos“ Bd. 14. Prag 1894.

wie eine innerlich ruhende Masse vorzustellen, welche nur von der einen Seite her verbraucht und von der anderen Seite her wieder aufgebaut wird.“ Wenn wir uns nun zwar die Dissimilation und Assimilation des einzelnen kleinsten Teilchens oder Biogenmoleküls nicht absolut gleichzeitig vorzustellen vermögen, so kann dennoch innerhalb einer gröfseren Masse lebendiger Substanz sehr wohl Assimilation und Dissimilation gleichzeitig stattfinden. Aber in diesem Falle sind es stets verschiedene Moleküle, die im gleichen Zeitmoment zerfallen und sich aufbauen, denn immer nur die im gegebenen Moment vorhandenen Biogenreste können sich regenerieren, und umgekehrt können immer nur die vorhandenen fertigen Biogenmoleküle zerfallen.

Bleiben wir bei einer gröfseren Menge lebendiger Substanz, wie sie etwa in einer Zelle enthalten ist, und fassen wir das quantitative Verhältnis von Assimilation zu Dissimilation ins Auge, so finden wir dasselbe sehr wechselnd und schon ohne Einwirkung von Reizen innerhalb weiter Grenzen schwankend. Dieses Verhältnis von Assimilation zu Dissimilation in der Zeiteinheit, das wir durch den Bruch $\frac{A}{D}$ ausdrücken können und der Kürze wegen als „Biotonus“ bezeichnen wollen, ist von elementarer Bedeutung für die verschiedensten Erscheinungen des Lebens. Die Schwankungen in der Gröfse des Bruches $\frac{A}{D}$ sind es, welche allen Wechsel in den Lebensäufserungen eines jeden Organismus hervorbringen.

Wenn wir den Biotonus durch den Bruch $\frac{A}{D}$ ausdrücken, so ist das freilich nur eine schematische Form. In Wirklichkeit sind die Assimilation und Dissimilation keine einfachen Prozesse, vielmehr sind die Vorgänge, welche zum Aufbau des Biogenmoleküls und zur Bildung der Zerfallsprodukte führen, sehr kompliziert und bestehen aus vielen, eng miteinander verflochtenen Gliedern. Daher müssen wir, wenn wir den Biotonus in einer spezialisierten Fassung ausdrücken wollen, dem Bruch die Form geben $\frac{a + a_1 + a_2 + a_3 + \ldots}{d + d_1 + d_2 + d_3 + \ldots}$, wobei a, a_1, a_2, a_3 u. s. w., sowie d, d_1, d_2, d_3 u. s. w. die Teilprozesse vorstellen, welche alle zum Aufbau des Biogenmoleküls und zur Bildung der einzelnen Zersetzungsprodukte führen.

Bei unserer äufserst geringen Kenntnis von den spezielleren Umsetzungen, die in der lebendigen Substanz stattfinden, ist es zur Zeit gänzlich ausgeschlossen, die mannigfaltigen Möglichkeiten, welche sich aus der Änderung der einzelnen Glieder des Biotonusquotienten ergeben, auch nur annähernd zu übersehen. Wir wollen daher hier auch nur einige der wichtigeren von den bekannten Fällen anführen.

Wenn die Gröfse der sämtlichen Glieder der A-Reihe gleich der Gröfse der Glieder der D-Reihe ist, d. h. wenn Assimilation und Dissimilation in der Zeiteinheit gleich grofs sind, so ist der Bruch $\frac{A}{D} = 1$. Wir haben diesen Fall in dem Zustande, den wir als Stoffwechselgleichgewicht bezeichnen. Das heifst, es ist in der Zeiteinheit die Summe der ausgeschiedenen Stoffe jeder Art gleich der Summe der aufgenommenen Stoffe.

Werden die einzelnen Glieder der A-Reihe in gleichem Verhältnis zueinander gröfser, während die Glieder der D-Reihe gleich bleiben oder abnehmen, so dafs in der Zeiteinheit die Summe der A-Glieder gröfser ist als die Summe der D-Glieder, so wird der Stoffwechselquotient $\frac{A}{D} > 1$. Dieser Fall ist verwirklicht im Wachstum, wo die Neubildung von lebendiger Substanz den Zerfall überwiegt.

Wachsen dagegen umgekehrt die Glieder der D-Reihe proportional zueinander, während die der A-Reihe unverändert bleiben oder auch kleiner werden, so wird der Biotonus $\frac{A}{D} < 1$. Dieses Verhältnis liegt der Atrophie zu Grunde und führt schliefslich zum Tode.

Allein, es ist durchaus nicht notwendig, dafs sich die sämtlichen Glieder der einen oder der anderen Reihe immer gleichzeitig und einander proportional verändern, vielmehr können auch einzelne Glieder unabhängig von anderen zu- oder abnehmen. So entsteht z. B. die Bildung und Anhäufung von Reservestoffen, die später wieder verbraucht werden. Auf derartigen Änderungen einzelner Glieder der beiden Reihen beruhen alle die Erscheinungen, welche im Laufe der Entwicklung an einem Organismus auftreten. Es besteht also, wie gerade am besten die während der Entwicklung auftretenden Veränderungen zeigen, in vielen Fällen eine gewisse Unabhängigkeit der einzelnen Glieder des Stoffwechsels voneinander. Demgegenüber sind aber beim erwachsenen Organismus in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle nicht nur die einzelnen Glieder einer jeden Reihe, sondern auch die beiden Reihen selbst voneinander in der Weise abhängig, dafs jede Veränderung der einen Reihe auch die gleichsinnige Veränderung der anderen Reihe zur Folge hat. Haben wir z. B. Stoffwechselgleichgewicht, und wächst der Zähler des Bruches, so wächst auch der Nenner. Nimmt der Nenner ab, so tut der Zähler dasselbe. Mit anderen Worten: jede Steigerung der Assimilation hat eine entsprechende Steigerung der Dissimilation zur Folge, und umgekehrt. Auf diese Weise bleibt der Stoffwechselquotient $\frac{A}{D}$ stets $= 1$, d. h. es bleibt trotz der absoluten Änderung der Stoffwechselgröfse doch immer Stoffwechselgleichgewicht bestehen. Sehr treffend bezeichnet Hering diese Erhaltung des Gleichgewichts als „innere Selbststeuerung des Stoffwechsels der lebendigen Substanz“ [1]). Eine solche Selbststeuerung des Stoffwechsels innerhalb bestimmter Grenzen zeigt uns z. B. der erwachsene Mensch in dem Verhalten seines Körpers gegenüber dem eingeführten Stickstoff. Von einer bestimmten Menge des eingeführten Eiweifses an, die Voit auf etwa 118 g für den arbeitenden Mann ermittelt hat, besteht dauernd Stickstoffgleichgewicht, d. h. je mehr Stickstoff im Eiweifs eingeführt wird, um so mehr wird auch im Harn wieder ausgeschieden, ein Zeichen, dafs die Dissimilation des Eiweifses in demselben Mafse wächst wie die Assimilation.

Allein, dieses letztere Beispiel führt uns schon hinüber zu der Wirkung der Reize auf den Biotonus, die wir etwas ausführlicher betrachten müssen.

---

[1]) Eine eingehende Analyse der Selbststeuerung des Stoffwechsels und ihres Mechanismus auf Grund der Biogenhypothese findet sich in der oben zitierten Arbeit: Verworn „Die Biogenhypothese.“ Jena 1903. Gustav Fischer.

B. Die Wirkung der Reize auf den Stoffwechsel des Biogens.

1. Die Veränderung des Biotonus bei totaler Reizung.

Wir haben gesehen, dafs die Biogene sehr labile Verbindungen mit grofser intramolekularer Wärme sind, mit anderen Worten, dafs die Atome ihres Moleküls sich in lebhaften Schwingungen befinden, infolge deren gewisse Atome gelegentlich in die Anziehungssphäre anderer gelangen, mit denen sie, zu einer festeren Verbindung vereinigt, sich als selbständiges Molekül abtrennen. So erfolgt auf Grund der grofsen intramolekularen Wärme die spontane Dissimilation des Biogenmoleküls. Die durch den Austritt der abgetrennten Atomgruppen verfügbar gewordenen chemischen Affinitäten haben aber an den Stoffen der aufgenommenen und in mannigfacher Weise umgeformten Nahrung die Möglichkeit, sich sofort wieder zu binden, so dafs sich der Biogenrest wieder zu einem ganzen Biogenmolekül regenerieren kann. So erfolgt im Anschlufs an die spontane Dissimilation die spontane Assimilation des Biogenmoleküls.

Da die Dissimilation des Biogens durch die intramolekularen Schwingungen der Atome bedingt ist, so liegt es auf der Hand, dafs alle Faktoren, welche die intramolekularen Schwingungen der Atome verstärken, den Dissimilationsprozefs unterstützen müssen. So erklärt sich der erhöhte Zerfall der lebendigen Substanz, der bei Einwirkung chemischer, mechanischer, thermischer, photischer, galvanischer Reize eintreten kann. Sind die äufseren Einwirkungen so stark, dafs ein tief eingreifender Zerfall des Moleküls vor sich geht und kein regenerationsfähiger Rest mehr zurückbleibt, so erfolgt eine Abnahme der lebendigen Substanz und bei Überreizung schliefslich der Tod. Demgegenüber werden alle Faktoren, welche die intramolekularen Schwingungen der Atome im Biogenmolekül vermindern, wie z. B. Abkühlung, ferner Einwirkung solcher Stoffe, die einzelne Atome in bestimmter Lage durch chemische Anziehung fixieren etc., den Dissimilationsprozefs lähmen. Wir wollen alle diese Reize, die den Dissimilationsvorgang entweder erregen oder lähmen, als dissimilatorische Reize bezeichnen.

Auf der anderen Seite ist es klar, dafs auch die Assimilation durch äufsere Einwirkungen befördert werden kann. Da der Assimilationsvorgang auf der Bindung chemischer Affinitäten beruht, die sowohl der Biogenrest als auch das fertige Biogenmolekül selbst besitzt, wie aus seiner Neigung zur Polymerisation hervorgeht, so können alle diejenigen Faktoren, welche die zur Bindung der vorhandenen Affinitäten notwendigen Stoffe herbeischaffen und in die geeignete Form bringen, den Assimilationsvorgang steigern. Vor allem wird also in dieser Richtung wirken die erhöhte Zufuhr von Nahrungsmaterial und Sauerstoff, ferner bei grünen Pflanzenzellen die Einwirkung von Lichtstrahlen, die zur Spaltung der Kohlensäure und Verfügbarmachung des Kohlenstoffs nötig ist, dann alle die Reize, welche die Produktion von Fermenten anregen, die zur Lösbarmachung fester Nahrungsstoffe erforderlich sind etc. Aber umgekehrt wird es auch Faktoren geben, welche den Assimilationsprozefs lähmen. Das wird vor allem ein Mangel an Nahrung und Sauerstoff, bei Pflanzenzellen Mangel an Licht, das Fehlen von Fermenten etc. sein. Wir wollen alle diese Faktoren, die den Assimilationsvorgang entweder erregen oder lähmen, als assimilatorische Reize bezeichnen.

Wir können dann vier wichtige Fälle der Reizwirkungen unterscheiden. Die Reize können erzeugen:

1. Dissimilatorische Erregung,
2. Dissimilatorische Lähmung,
3. Assimilatorische Erregung,
4. Assimilatorische Lähmung.

Allein, damit sind die Möglichkeiten nicht erschöpft. Bei der aufserordentlich engen Korrelation, in der die einzelnen Vorgänge in der lebendigen Substanz untereinander stehen, und die, wie wir sahen, eine vollkommene „innere Selbststeuerung des Stoffwechsels" bedingt, so dafs z. B. jede Veränderung der Assimilation eine gleich starke Veränderung der Dissimilation zur Folge hat, ist es möglich, dafs ein Reiz gleichzeitig eine dissimilatorische und assimilatorische Erregung oder eine dissimilatorische und assimilatorische Lähmung herbeiführen kann. Wir müssen also den obigen vier Fällen noch hinzufügen:

5. Totale Erregung,
6. Totale Lähmung,

wobei noch zu berücksichtigen ist, dafs die Erregung oder Lähmung möglichenfalls verschiedene Glieder der Stoffwechselkette in ungleichem Mafse betreffen kann.

Der Möglichkeiten sind aber noch mehr denkbar. Die „innere Selbststeuerung des Stoffwechsels" besteht nicht überall und, wo sie besteht, nur innerhalb bestimmter Grenzen, denn wäre sie immer und überall wirksam, so würde ein ewiges Stoffwechselgleichgewicht bestehen, und kein Wachstum, keine Entwicklung, kein Schwund wäre möglich. Wenn also die Selbststeuerung des Stoffwechsels nur in bestimmten Fällen besteht, so sind andere Fälle denkbar, in denen ein Reiz gleichzeitig eine assimilatorische Erregung und eine dissimilatorische Lähmung oder umgekehrt eine assimilatorische Lähmung und eine dissimilatorische Erregung erzeugt. Es würden also als letzte denkbare Fälle der Reizwirkung zu den sechs vorstehenden noch hinzukommen:

7. Assimilatorische Erregung + dissimilatorische Lähmung,
8. Assimilatorische Lähmung + dissimilatorische Erregung.

Diese verschiedenen Möglichkeiten der Reizwirkung, die Hering [1]) in seiner kleinen Abhandlung über die Vorgänge in der lebendigen Substanz ausführlicher behandelt hat, geben uns schon einen Begriff davon, in wie mannigfacher Weise sich der Biotonus der lebendigen Substanz unter dem Einflufs verschiedener Reize ändern kann. Und doch sind die Verhältnisse in Wirklichkeit noch viel komplizierter. Wenn wir uns erinnern, dafs der Zähler sowohl wie der Nenner des Bruches $\frac{A}{D}$ eine ganze Reihe von einzelnen Gliedern repräsentiert, die sich unter manchen Bedingungen in gewissem Grade auch unabhängig voneinander ändern können, dann erst gewinnen wir ein annäherndes Bild von der ganz aufserordentlichen Mannigfaltigkeit der Wirkungen, welche die Reize in der lebendigen Substanz hervorrufen können.

---

[1]) E. Hering: „Zur Theorie der Vorgänge in der lebendigen Substanz." In „Lotos" Bd. 19. Prag 1888.

Als wir die Wirkungen, welche die Reize an der lebendigen Zelle erzeugen, kennen lernten, konnten wir sie ihrer äufseren Erscheinung nach in wenige Gruppen sondern. Wir fanden, dafs die Veränderungen der spontanen Lebenserscheinungen, die durch die Reizung erzeugt werden, entweder quantitativer oder qualitativer Art waren. Die quantitativen Veränderungen bezeichneten wir, wenn sie in einer Steigerung der Lebenserscheinungen bestanden, als Erregung; wenn sie durch eine Herabsetzung derselben charakterisiert waren, als Lähmung. Nach unserer vorstehenden Betrachtung gewinnen wir nunmehr eine annähernde Vorstellung davon, wie ungemein kompliziert in Wirklichkeit die Vorgänge sind, deren äufseren Ausdruck wir schematisch als Erregung und als Lähmung bezeichneten. Den Höhepunkt der Komplikation aber haben wir jedenfalls in denjenigen Reizwirkungen zu sehen, welche den qualitativen Veränderungen der normalen Lebenserscheinungen zu Grunde liegen. Die metamorphotischen Prozesse der Nekrobiose, wie etwa die Amyloïdmetamorphose, die uns als Typus dafür dienen kann, zeigen uns deutlich, dafs sich hier einzelne Glieder der A- und D-Reihe unabhängig voneinander langsam mehr und mehr verändern müssen; sonst könnten nicht Anhäufungen von einzelnen Stoffen entstehen, die normalerweise gar nicht in der Zelle vorkommen. Wir haben in den metamorphotischen Prozessen Reizerscheinungen, die durch ganz analoge Veränderungen des Biotonus bedingt sind, wie die Erscheinungen, welche sich spontan in der Entwicklung abspielen. Wenn sich aus der Eizelle im Laufe der Entwicklung Drüsenzellen, Muskelzellen, Nervenzellen etc. differenzieren, so müssen diese Erscheinungen ebenfalls auf Veränderungen einzelner Glieder der A- und D-Reihe beruhen, die voneinander unabhängig sind, nur dafs die Veränderungen bei der Entwicklung spontan entstehen, in der Amyloïdmetamorphose und analogen Erscheinungen dagegen durch äufsere Einwirkungen veranlafst werden.

Bei unserer überaus lückenhaften Kenntnis der speziellen Glieder beider Stoffwechselreihen liegt es auf der Hand, dass wir bis jetzt noch sehr weit davon entfernt sind, auch nur ungefähr die speziellen Veränderungen zu übersehen, welche der Biotonus im konkreten Fall bei der Einwirkung eines Reizes erfährt. Es bleibt uns vorläufig nichts anderes übrig, als den äufseren Ausdruck dieser Veränderungen, den wir schematisch als Erregungs- und Lähmungs- sowie als metamorphotische Erscheinungen bezeichnen, nur ganz allmählich, Schritt für Schritt, zu analysieren, eine Aufgabe, deren Lösung die Physiologie um so näher rücken wird, je mehr sich die Methoden der Zelluntersuchung entwickeln werden.

2. Die Interferenz von Reizwirkungen.

Eine Frage, die mit Rücksicht auf eine Reihe von sehr wichtigen Erscheinungen aus der speziellen Physiologie der Metazoën ein ganz besonderes Interesse verdient, ist die Frage nach den Interferenzwirkungen zweier verschiedener Reize. Leider fehlt es auf diesem Gebiete bisher noch vollständig an einer methodischen Behandlung der Probleme, und es ist zur Zeit nur möglich, einige wenige Andeutungen zu machen, welche auf den Zusammenhang dieser Frage mit gewissen Tatsachen aus den verschiedensten Gebieten der Physiologie hinweisen.

Da der Biotonus durch die verschiedenen Reize in sehr verschiedener Weise beeinflufst werden kann, je nachdem diese oder jene Glieder desselben von dem betreffenden Reiz erregt oder gelähmt werden, so mufs bei einer methodischen Untersuchung der Interferenzwirkungen zweier Reize die Frage, wie jeder einzelne derselben wirkt, den Ausgangspunkt bilden. Vor allen Dingen ist für das Verständnis einer jeden Interferenzwirkung die Frage zu entscheiden, ob die beiden Reize im gleichen Sinne, d. h. erregend resp. lähmend, wirken oder nicht, und auf welche Glieder des Biotonus sich ihre Wirkung primär erstreckt, ob auf Assimilation oder Dissimilation etc. Nur durch Beantwortung dieser Fragen ist daran zu denken, allgemeine Gesetze der Interferenzwirkungen zu gewinnen.

Haben wir zwei mittelstarke Reize, die beide in gleichem Sinne, also beispielsweise erregend, und die beide auf die gleichen Glieder des Biotonus, also beispielsweise auf die Dissimilationsphase, wirken, so werden wir im allgemeinen eine Summation der Erregungen haben, die allerdings in Bezug auf Einzelheiten sich zunächst nicht ohne weiteres vorausbestimmen läfst, weil die Intensität der Reize, die verschieden starke Beeinflussung der einzelnen D-Glieder, die Dauer der Reize, die Tatsache der Selbststeuerung des Stoffwechsels etc. Faktoren sind, die unter Umständen eine grofse Rolle beim Zustandekommen des Enderfolges spielen können. Hierzu gehört z. B. die ganze Fülle der Erscheinungen, die wir namentlich in der Nerven- und Muskelphysiologie als Fälle der „Erregbarkeitssteigerung“ kennen gelernt haben. Durch die Einwirkung eines erregenden Reizes, sagen wir eines chemischen oder thermischen Reizes, auf einen Nerven ist seine Erregbarkeit für einen zweiten, sagen wir für einen galvanischen, Reiz erhöht, und der letztere erzielt eine stärkere Reizwirkung, als wenn er allein einwirkte.

Ein Gegenstück dazu liefern die Erscheinungen, welche resultieren, wenn zwei Reize auf die lebendige Substanz einwirken, die beide in entgegengesetztem Sinne, also der eine lähmend, der andere erregend, auf die gleichen Glieder des Biotonus wirken. Hier haben wir gewöhnlich eine „Erregbarkeitsherabsetzung“ als Resultat. Lassen wir beispielsweise auf eine Zelle ein Narkotikum wirken, oder lähmen wir sie durch Überreizung, so wird jeder erregende Reiz einen geringeren Reizerfolg erzielen, als wenn er allein einwirkte, die Zelle wird unter Umständen vollständig unerregbar sein.

Viel interessanter aber sind die Erscheinungen, die sich ergeben, wenn zwei Reize zwar in demselben Sinne, beispielsweise erregend, auf zwei verschiedene, vor allem auf antagonistische Glieder des Biotonus einwirken, also der eine vorwiegend auf die Dissimilation, der andere auf die Assimilation. Hierbei sehen wir, dafs durch den einen Reiz die Wirkung des anderen gehemmt, verhindert, paralysiert wird[1]). Ein ausgezeichnetes Beispiel dafür liefert uns die polare Wirkung des galvanischen Stromes an manchen kontraktilen Substanzen, etwa an einer Amöbe. Der konstante Strom wirkt an beiden Polen antagonistisch auf die Amöbenzelle, indem er sie an der Anode kontraktorisch, an der Kathode expansorisch erregt. An Süfswasser-

[1]) Verworn: „Erregung und Lähmung.“ Vortrag, gehalten auf der 68. Versammlung deutscher Naturforscher und Ärzte zu Frankfurt a. M. 1896. (Deutsche mediz. Wochenschr. 1896, Nr. 40.)

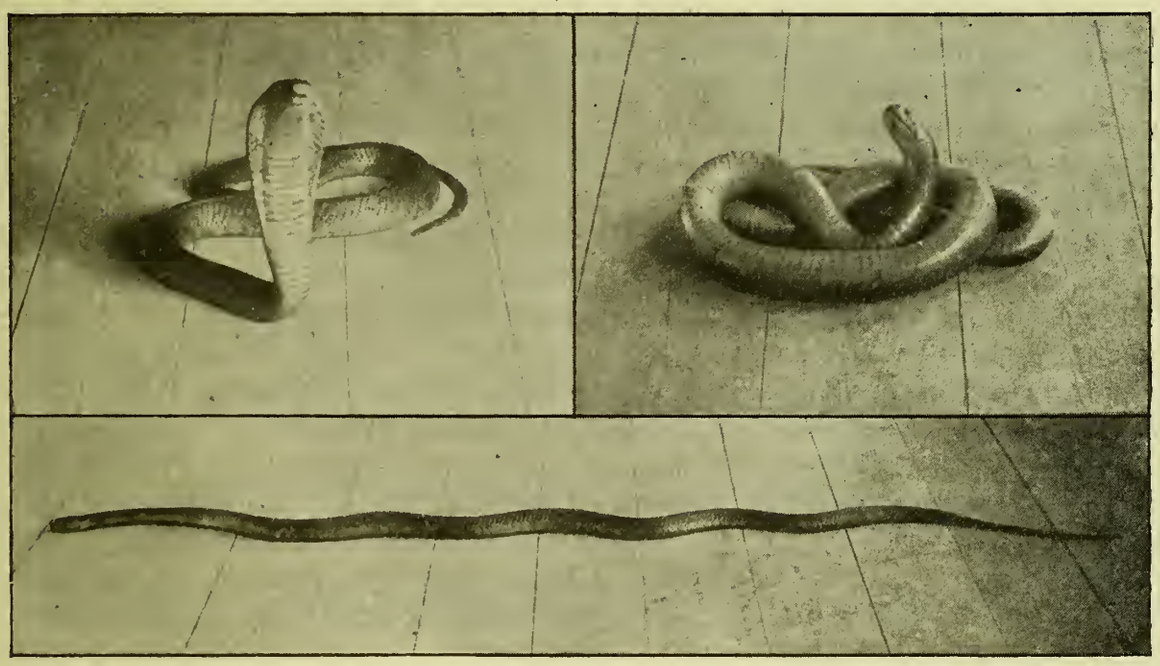
amöben von einiger Gröfse kann man diese Tatsachen mit überraschender Deutlichkeit konstatieren. Läfst man nun durch eine Amöbe, die man mit starken Reizen zu kugliger Kontraktion veranlafst hat, einen konstanten Strom hindurchfliefsen, so beginnt im Moment der Schliefsung an der Kathode die Kontraktion zu weichen, und Expansionserscheinungen greifen Platz, d. h. ein mächtiges Pseudopodium fliefst vor, während am entgegengesetzten Pol die Kontraktionserscheinungen noch deutlicher werden. Jetzt genügt eine plötzliche Wendung der Stromrichtung, um die Prozesse an beiden Enden des Amöbenkörpers sofort zu sistieren und die Expansion durch eine Kontraktion, die Kontraktion durch eine Expansion zu verdrängen. Die analogen Erscheinungen, nur mit Verwechslung der Pole, zeigt uns der Muskel. Einen subjektiven Indikator haben wir für die interessanten Erscheinungen, die durch Erregung antagonistischer Stoffwechselprozesse zu stande kommen, am Auge. Nach der Heringschen Farbentheorie ist die Wahrnehmung der Farben der psychische Indikator für die Stoffwechselprozesse der Sehsubstanz, in der Weise, dafs je zwei Komplementärfarben antagonistischen Phasen des Stoffwechsels entsprechen. Bringen wir daher zwei Komplementärfarben auf der rotierenden Scheibe des Farbenkreisels zur Mischung, so heben sich beide in ihren Wirkungen auf, und die schwirrende Scheibe erscheint in farblosem Grau. Diese Tatsachen zeigen, dafs zwei miteinander interferierende Erregungen antagonistischer Stoffwechselglieder sich in ihren äufseren Wirkungen hemmen oder aufheben können. Es gibt also zwei verschiedene Wege, aus denen die Unterdrückung, die Hemmung einer Lebenserscheinung erreicht werden kann: einerseits durch Lähmung der ihr zu Grunde liegenden Glieder, anderseits aber auch durch Erregung der antagonistischen Glieder des Biotonus.

Schliefslich wäre es auch denkbar, dafs zwei Reize interferieren, die beide in entgegengesetztem Sinne, d. h. der eine erregend, der andere lähmend, auf antagonistische Glieder des Biotonus wirken. Die äufsere Folge davon wäre dann eine Steigerung derjenigen Lebenserscheinungen, welche den erregten Biotonusgliedern entsprechen. Allein, es ist fraglich, ob dieser Fall wirklich in der Natur realisiert ist. Auf jeden Fall würde hier eine Verhinderung der Selbststeuerung des Stoffwechsels vorliegen, die für die Deutung des Reizerfolges eingehend berücksichtigt werden müfste.

Auf Grund der verschiedenen Fälle, die bei der Interferenz zweier Reize eintreten können, resultiert eine sehr grofse Mannigfaltigkeit von Erscheinungen, die zur Zeit im einzelnen Fall noch gar nicht analysiert worden sind, aber durch die vorstehenden Erwägungen neues Licht bekommen dürften. Vor allem wird vielleicht eine Gruppe von Erscheinungen aus dem Leben des Zentralnervensystems dem Verständnis etwas näher gerückt werden, die bisher zu den dunkelsten Erscheinungen der Nervenphysiologie gehörten, die sogenannten „Hemmungserscheinungen“.

Schon die einfache Tatsache der willkürlichen Unterbrechung einer Bewegung, etwa das blofse Sinkenlassen des erhobenen Armes, hat bisher der physiologischen Erklärung bedeutende Schwierigkeiten bereitet. Zum gröfsten Teil dürfte die Unklarheit in den Problemen der Hemmungserscheinungen wohl auf einer noch nicht genügenden Schärfe in

der Trennung der Begriffe beruhen. Man hat vielfach die Begriffe der Hemmung und Lähmung auf Grund rein äußerlicher Merkmale miteinander vermischt, und doch braucht, wie wir sahen, ein Hemmungserfolg an der Zelle nicht immer durch Lähmung zu entstehen, sondern kann ebensowohl in der Erregung von Prozessen seine Ursache haben, die den bestehenden entgegenwirken. Die Sistierung oder Verhinderung einer Muskelbewegung von einer motorischen Ganglienzelle aus kann daher der Ausdruck von zwei sehr verschiedenen Vorgängen sein. Nach der allgemeinen Anschauung wird ja bekanntlich die Kontraktion eines Muskels verursacht durch eine dissimilatorische Erregung in seinen motorischen Ganglienzellen. Eine Expansion könnte also nach dem oben Gesagten auf zweierlei Weise in der Ganglienzelle begründet sein: einerseits in einer Lähmung derselben und anderseits in einer assimilatorischen Erregung. Beide müssen in Bezug



I

II

Fig. 251. *I* Naja haje (ägyptische Brillenschlange). Experiment der ägyptischen Schlangenbeschwörer. Links oben die Haje in erregter Angriffsstellung (Schildstellung). Rechts oben dieselbe durch einen Druck in die Nackengegend bewegungslos gemacht und auf den Rücken gelegt. Unten dieselbe bewegungslos gemacht gradeausgestreckt auf dem Bauch liegend. *II* Huhn, durch sicheres Zugreifen bewegungslos gemacht und auf den Rücken gelegt. Experimentum mirabile des Pater Kircher.

auf den Muskel den gleichen Erfolg haben. Es ist also unbedingtes Erfordernis, von Fall zu Fall zu entscheiden, welche Prozesse in den beteiligten Ganglienzellen bestehen. Unter den mannigfaltigen Erscheinungen der Bewegungshemmung sind vermutlich beide Fälle vertreten. Der Frosch, dessen hintere Extremitäten unmittelbar nach einer höheren Rückenmarksdurchschneidung für einige Zeit durch die stärksten Reize zu keiner Reflexbewegung zu veranlassen sind, hat offenbar eine vorübergehende Lähmung seiner Rückenmarks-Ganglienzellen durch Überreizung erfahren, wie ja auch beim Shock der Chirurgen infolge eines schweren operativen Eingriffes das Nervensystem gelähmt ist. Die willkürliche Erschlaffung eines kontrahierten Muskels aber wird man kaum mit einer Lähmung in Zusammenhang bringen können. Hier dürfte es sich vielmehr um Hemmung der Kontraktion durch Erregung antagonistischer, d. h. expansorisch wirkender Prozesse handeln.

Es scheint nun gerade die Annahme, dafs der Ausdruck einer Erregung durch die Erregung antagonistisch wirkender Stoffwechselprozesse aufgehoben werden kann, ein sehr fruchtbares Moment für die Erklärung vieler Vorgänge im Zentralnervensystem zu liefern.

Besonders die verschiedenen gewöhnlich als Hypnose bezeichneten Erscheinungen bei Tieren und Menschen dürften in ihren wesentlichen Momenten auf die Hemmung einer bestehenden Erregung durch antagonistische Stoffwechselprozesse zurückzuführen sein. Es mag genügen, hier nur an einige bekannte Erscheinungen zu erinnern. Das uralte Experiment der ägyptischen Schlangenbeschwörer, das schon vor mehr als 3000 Jahren Moses und Aaron vor dem ägyptischen Pharao ausführten, gehört jedenfalls hierher. Durch einen leichten Druck in die Nackengegend gelingt es, die wild erregte, zischende, hochaufgerichtete Haje (Brillenschlange) plötzlich bewegungslos zu machen, so dafs man das gefährliche Tier nunmehr in jede beliebige Stellung bringen kann, ohne seinen todbringenden Bifs fürchten zu müssen (Fig. 251, *I*)[1]). Auch das bekannte „Experimentum mirabile de imaginatione gallinae“ des Pater Kircher enthält vielleicht eine Komponente, die auf den gleichen Ursachen beruht. Ergreift man ein Huhn, wenn es noch so erregt ist, plötzlich mit sicherem Griff, und legt man es vorsichtig auf den Rücken, so bleibt das Tier nach wenigen kurzen Abwehrversuchen bewegungslos liegen (Fig. 251 *II*), und ebenso verhalten sich Meerschweinchen (Fig. 157 pag. 383), Kaninchen, Tauben, Frösche, Eidechsen, Krebse und zahllose andere Tiere[1]). Die Hypnose des Menschen beruht ebenfalls im wesentlichen auf der Tätigkeitshemmung der Ganglienzellen in der Grofshirnrinde, wir sagen: auf einer Hemmung des eigenen Willens, und im Schlaf ist die Hemmung der Tätigkeit aller höheren Gehirnzentren evident. Um Lähmungserscheinungen kann es sich in allen diesen Fällen doch wohl nicht handeln; dazu sind die Reize, welche als Ursachen für ihren Eintritt wirken, zu schwach. Wir werden also in diesen wie in zahllosen anderen Hemmungserscheinungen vermutlich den anderen Fall erblicken müssen, d. h. die Hemmung einer bestehenden Erregung durch Er-

[1]) Verworn: „Beiträge zur Physiologie des Zentralnervensystems. I. Teil: Die sogenannte Hypnose der Tiere.“ Jena 1898.

regung antagonistischer Glieder des Biotonus in den beteiligten Ganglienzellen.

Indessen, es bleibt vorläufig noch eine lohnende Aufgabe der Zukunft, die Interferenzwirkungen der Reize methodisch zu untersuchen und ihre Beziehungen zu den interessanten Vorgängen im Zentralnervensystem zu ermitteln.

3. Die polaren Veränderungen des Biotonus und der Mechanismus der Achseneinstellung bei einseitiger Reizung.

Wir haben bisher nur die Veränderungen des Biotonus bei allgemeiner Reizung der lebendigen Substanz ins Auge gefafst. Die Veränderungen, welche bei lokaler Reizung auftreten, sind aber wert, besonders betrachtet zu werden, weil sie in gewissen Fällen zu ganz charakteristischen äufseren Folgen Anlafs geben. Das sind die bewegungsrichtenden Wirkungen der Reize an frei beweglichen Organismen, die wir als Chemotaxis, Barotaxis, Thermotaxis, Phototaxis und Galvanotaxis kennen gelernt haben. Diese interessanten Erscheinungen werden, wie wir sahen, sämtlich durch Differenzen in der Reizstärke an verschiedenen Stellen der Körperoberfläche hervorgerufen und kommen zu stande durch Beeinflussung der Tätigkeit kontraktiler Elemente. Es handelt sich also in diesen Fällen von Reizwirkungen um die Veränderungen derjenigen Glieder der A- und D-Reihe des Biotonus, welche die Kontraktion und die Expansion der kontraktilen Elemente vermitteln. Nur wo Differenzen des Kontraktions- oder des Expansionszustandes an zwei verschiedenen Stellen des Zellkörpers bestehen, kann eine bestimmt gerichtete Wirkung zu stande kommen. Da in Bezug auf den Bewegungseffekt Kontraktion (c) und Expansion (e) zwei antagonistische Phasen des Bewegungsvorganges sind, so können wir uns das Verhältnis dieser beiden Glieder des Biotonus in analoger Weise wie den Biotonus selbst durch einen Bruch veranschaulichen. Wir können uns dann die Zustände, welche in einer ruhenden Zelle an zwei verschiedenen Partien des Körpers bestehen, schematisch in folgender Weise versinnlichen:

$$\frac{c}{e} \qquad \frac{c}{e}$$

wobei $\frac{c}{e}$ das Verhältnis von Kontraktion zu Expansion bezeichnet, das an zwei gegenüberliegenden Polen eines einzelligen Organismus herrscht.

Denken wir uns denjenigen Zustand einer Zelle, wo c und e gleich grofs sind, und wo allseitig eine gleich starke Neigung zur Kontraktion und Expansion besteht, so kann nach keiner Seite hin eine Bewegung erfolgen. Das ändert sich aber sofort, wenn an zwei Stellen der Oberfläche Differenzen im Biotonus auftreten, wenn c oder e unter dem Einflufs eines einseitig wirkenden Reizes an einem Pol gröfser oder kleiner wird, als am andern. In diesem Falle ist die Ursache für eine einseitig gerichtete Bewegung gegeben.

Da die merkwürdigen Erscheinungen der Chemotaxis, Barotaxis, Thermotaxis, Phototaxis und Galvanotaxis noch jetzt vielfach als ganz rätselhafte „Anziehungen“ und „Abstofsungen“ der einzelligen Organismen von seiten der Reizquelle betrachtet werden, deren Zustandekommen bisher noch nicht mechanisch erklärt werden konnte, so ist es von grofsem Interesse, zu sehen, wie sich auf Grund von polaren Differenzen im Biotonus der Mechanismus dieser eigentümlichen Erscheinungen mit zwingender Notwendigkeit aus der speziellen Bewegungsart einer jeden Zellform von selbst ergibt. Eine derartige Betrachtung mufs um so mehr Interesse fordern, als viele der genannten Erscheinungen, vor allem die Chemotaxis der Bakterien und Leukocyten, auch in der Pathologie des menschlichen Körpers eine weitgehende Bedeutung besitzen.

Wenn man folgende drei Faktoren: die spezielle Bewegungsart eines jeden Organismus (Protoplasma-, Geifsel-, Flimmerbewegung etc.), dann die Veränderung dieser Bewegung unter dem Einflufs der Reize und schliefslich die Stelle des Körpers, wo bei einseitiger Reizung das Maximum der Wirkung in jedem Fall lokalisiert ist, ins Auge fafst, dann erscheint der Mechanismus dieser durch ihre grofse Gesetzmäfsigkeit imponierenden Bewegungserscheinungen so einfach, dafs seine Analyse sich jedem, der sich überhaupt Bewegungsmechanismen im Geiste in ihre Teile zu zerlegen gewöhnt ist, geradezu von selbst aufdrängen mufs.

Stellen wir uns vor, ein einzelliger Organismus, der nach einer Längsachse differenziert ist, bewegte sich ungestört nach beliebigen Richtungen durch das Medium, in dem er sich befindet, und es wirkte plötzlich von irgend einer Seite her ein Reiz auf ihn ein, so wäre zum Zustandekommen einer Annäherung an die Reizquelle oder einer Entfernung von derselben vor allem eine bestimmte Achseneinstellung des Organismus erforderlich, so dafs er mit dem vorderen oder hinteren Pol seiner Längsachse nach der Reizquelle gerichtet würde. Nun ist es eine allgemeine Regel, dafs alle einachsig differenzierten Organismen sich in der Richtung ihrer Längsachse bewegen. Ist daher diese Achseneinstellung einmal ausgeführt, so mufs durch die gewöhnliche Lokomotionsart des Organismus eine Bewegung nach der Reizquelle hin oder von ihr fort zu stande kommen, und die weitere Einwirkung des Reizes verhindert oder korrigiert nur gelegentliche Abweichungen von dieser Bewegungsrichtung, die etwa durch anderweitige Impulse erzeugt werden. Das wesentliche Moment bei allen bewegungsrichtenden Reizwirkungen ist also die Achseneinstellung des Zellkörpers, und der Kernpunkt der Mechanik dieser Erscheinung liegt in der Erklärung der Achseneinstellung. Verfolgen wir daher den Mechanismus der Achseneinstellung bei verschiedenen Typen freilebender Zellen etwas genauer.

Die einfachsten und durchsichtigsten Verhältnisse haben wir wie immer bei den nackten Protoplasmamassen, wie sie z. B. die Zellen der Amöben und Leukocyten vorstellen. Denken wir uns eine Amöbe in Kugelform, die im Begriff ist, zu kriechen, und stellen wir uns vor, dafs an einer Stelle infolge eines einseitig wirkenden Reizes eine kontraktorische Erregung einträte (Fig. 252 *a*), so würde an der gegenüberliegenden Stelle der Kugeloberfläche die kontraktorische Erregung am geringsten sein. Hier würde das Protoplasma ungehindert vorfliefsen, während an der gereizten Seite die

starke Kontraktion kein Vorfliefsen des Protoplasmas gestatten würde. Das Protoplasma der Amöbe würde also nach der ungereizten Seite hin ein Pseudopodium bilden (Fig. 252 *b*). So würde eine Amöbe, die sonst unter ringsherum gleichen Bedingungen nach allen Seiten hin Pseudopodien ausstreckt und bald hierhin, bald dorthin kriecht, eine achsial differenzierte Gestalt annehmen (Fig. 252 *c*), wie es bei den Amöben der Fall ist, die man unter dem Namen Amoeba limax als besondere Form bezeichnet hat. Bei andauernder Reizung von derselben Seite her müfste unter diesen Umständen ein allmähliches Fortkriechen der Amöbe von der Reizquelle eintreten, wie wir es ja in der Tat bei der negativen Chemotaxis und Thermotaxis der Amöben, Myxomyceten, Leukocyten etc. vor uns haben. Umgekehrt: stellen wir uns vor, dafs auf die kugelförmige Amöbe von einer Seite her ein Reiz einwirke, der lokal eine expansorische Erregung erzeugt, so wird das Protoplasma nach dieser Seite am stärksten vorfliefsen, so dafs sich die Amöbe bei andauernder Reizung der Reizquelle nähern mufs. So erklärt sich die positive Chemotaxis der Leukocyten, Amöben, Myxomyceten und anderer nackter Protoplasmamassen. Wirkt von der einen Seite ein expansorischer, von der anderen ein kontraktorischer Reiz auf die Amöbe ein, so mufs der Erfolg sich natürlich in gleichem Sinne äufsern, d. h. die Amöbe mufs von der kontraktorisch erregten Seite weg und nach der expansorisch erregten

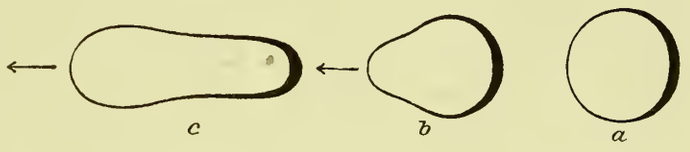


Fig. 252. Schema der Achseneinstellung einer Amöbe bei kontraktorischer Erregung von rechts her. Die Dicke des Konturs deutet die Erregung an. Die Pfeile bezeichnen die Kriechrichtung.

Seite hin kriechen. Die Galvanotaxis der Amöben liefert einen ungemein günstigen Beleg dafür. (Vergl. Fig. 237 auf pag. 489.)

Etwas komplizierter ist der Mechanismus der Achseneinstellung bei denjenigen Mikroorganismen, die nicht mehr formwechselnde Protoplasmamassen vorstellen, sondern wie die Bakterien und Infusorien einen formbeständigen, achsial differenzierten Körper besitzen, der sich mit besonderen Bewegungsorganoïden, den Geifseln und Wimpern, durch das Wasser bewegt. Durch rhythmisches Schlagen der Geifseln oder Wimpern wird der Körper dieser Organismen nach Art eines Ruderbootes durch das Wasser getrieben. Die Analogie der Bewegungen mit dem Mechanismus eines durch Ruder bewegten Bootes ist in der Tat vollkommen und läfst sich bis in die feinsten Einzelheiten durchführen. Es sind völlig die gleichen Mittel, welche die Bewegungen des geruderten Bootes und die Bewegungen der freischwimmenden Flimmerzelle in feinster Weise lenken und richten, und wir können uns das eigentümliche Verhalten der Bakterien und Infusorien bei ihrer Achseneinstellung gegenüber einseitig wirkenden Reizen nicht besser versinnlichen, als wenn wir an das Bewegen und Lenken eines Bootes mittels der Ruder denken. Unter den verschiedenen Formen, welche durch Geifsel- oder Wimperschlag ihren langgestreckten Körper durch das Wasser treiben, können wir als wichtigste drei Typen unterscheiden, nämlich Formen, die durch eine einzige Geifsel, Formen, die mit zwei Geifseln, und Formen, die mit

mehreren oder sehr vielen Wimpern ihren Körper bewegen, entsprechend einem durch ein, zwei oder viele Ruder getriebenen Boote.

Fassen wir zunächst die Formen mit einer Geifsel ins Auge, wie sie viele Bakterien und Geifselinfusorien vorstellen, und wählen wir als Vertreter das zierliche grüne Geifselinfusor Euglena, das im Sommer mit seinen ungezählten Scharen das Wasser stehender Pfützen in eine tiefgrüne Flüssigkeit verwandelt. Die Geifsel der Flagellaten befindet sich am vorderen Körperpol und bewegt sich in schraubenförmiger Bahn durch das Wasser. Indessen brauchen wir, ohne einen Fehler zu begehen, die Bewegung der Geifsel der Einfachheit halber nur in einer einzigen Ebene zu betrachten. Dann sehen wir die Geifsel durch abwechselnde Kontraktion rhythmisch nach rechts (*b*) und nach links (*b'*) um die gerade Mittellage (*a*) herum pendeln, und zwar entspricht die Schwingung aus der Mittellage (*a*) in eine der beiden extremen Schlaglagen (*b* oder *b'*) der Kontraktionsphase, die Rückkehr aus einer der extremen Schlaglagen in die Mittellage (*a*) dagegen der Expansionsphase (Fig. 253) der Geifselbewegung. Die Geifsel wirkt also wie ein Ruder, das am Vorderende des Bootes abwechselnd nach rechts und nach links bewegt wird. Es liegt auf der Hand, dafs der Infusorienkörper in gerader Richtung nach vorn sich bewegen mufs, wenn das Infusor ungestört unter ringsumher gleichen Bedingungen die Geifsel gleich stark nach rechts und links schlagen läfst, d. h. wenn Kontraktion und Expansion nach rechts ebenso schnell verlaufen, wie nach links. Wirkt aber von einer Seite her plötzlich ein kontraktorischer Reiz auf das Flagellat ein, und ist die Längsachse des Körpers nicht schon von vornherein in der Richtung des einfallenden Reizes mit dem hinteren Körperpol nach

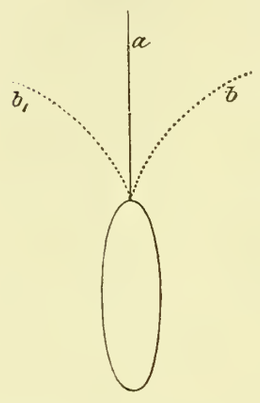


Fig. 253. Schema des Geifselschlages einer Geifselinfusorienzelle.

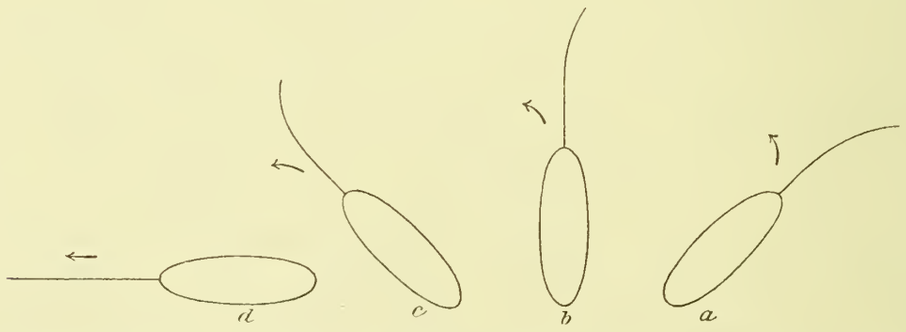


Fig. 254. Schema der Achseneinstellung einer Geifselinfusorienzelle bei kontraktorischer Erregung von rechts her. Die Seite, nach welcher die Konkavität der Geifsel gerichtet ist, ist die kontraktorisch erregte. Die Pfeile bezeichnen die Drehungsrichtung.

der Reizquelle zu eingestellt, so wird diese Einstellung durch einige Schläge der Geifsel von selbst herbeigeführt, denn da die Geifsel bei jeder schrägen oder queren Lage der Längsachse auf derjenigen Seite, von welcher der Reiz einfällt, stärker kontraktorisch erregt wird, als auf der entgegengesetzten Seite, so führt sie nach der Reizseite stärkere Schläge aus, als nach der entgegengesetzten Seite, und bewirkt so, dafs sich der Vorderteil des Körpers von der Reizquelle abwendet

(Fig. 254). Wir haben hier genau das gleiche Verhältnis wie bei dem mit einem einzigen Ruder bewegten Boot. Auch das Vorderteil des Bootes wendet sich, wenn es auf der einen Seite stärker abgestofsen wird, nach der entgegengesetzten Seite. Die ungleiche Stärke des Geifselschlages nach beiden Richtungen dauert aber so lange an, und der Vorderteil des Körpers wendet sich so lange immer mehr von der Reizquelle ab, bis der Körper seine Längsachse in der Richtung des einfallenden Reizes eingestellt hat (Fig. 254 *d*). Dann werden beide Seiten der Geifsel gleich stark erregt, und das Protist schwimmt, solange der Reiz andauert, geradeaus. So ergibt sich eine negative Chemotaxis, Phototaxis etc. bei eingeifseligen Bakterien und Flagellaten als notwendige Folge einer einseitigen kontraktorischen Erregung des Geifselschlages.

Hiernach ist es sehr leicht, sich die Verhältnisse der Achsenrichtung auch bei zweigeifseligen Formen vorzustellen, wie wir sie z. B. in dem Geifselinfusor Polytoma (Fig. 255) vor uns haben. Befinden sich zwei Geifseln am Vorderende der Zelle, so entsprechen dieselben einem Boote, das am Vorderende mit zwei Rudern bewegt wird. Ist der Schlag beider Ruder gleich stark, so bewegt sich das

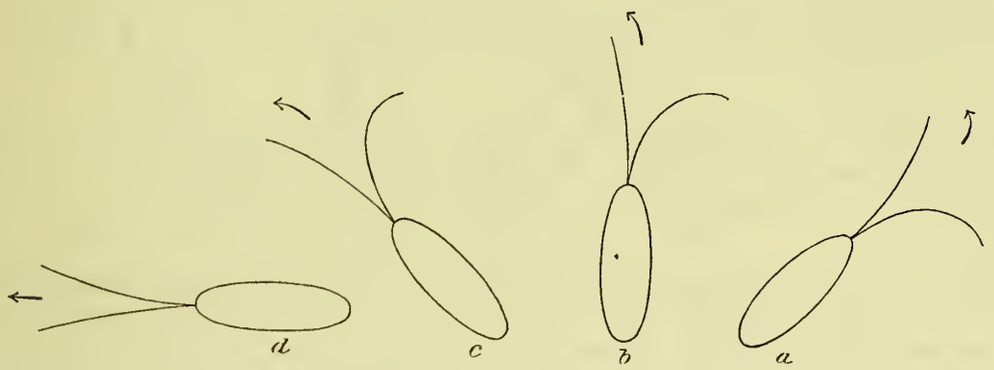


Fig. 255. Schema der Achseneinstellung einer Infusorienzelle mit zwei Geifseln bei kontraktorischer Erregung von rechts her. Die stärkere Konkavität der einen Geifsel deutet die stärkere kontraktorische Erregung an. Die Pfeile bezeichnen die Drehungsrichtung.

Boot geradeaus. Dasselbe mufs auch bei der Geifselzelle der Fall sein. Schlägt dagegen das eine Ruder stärker, so dreht sich das Boot mit dem Vorderende nach der entgegengesetzten Seite. Das gleiche wird also bei der zweigeifseligen Flimmerzelle eintreten, wenn von einer Seite her ein kontraktorischer Reiz einwirkt, der die eine Geifsel zu stärkerem Schlagen veranlafst (Fig. 255 *a b c*). Das Vorderende der Geifselzelle mufs sich dann von der Reizquelle wegdrehen, bis die Längsachse in der Richtung des einfallenden Reizes mit dem Vorderende von der Reizquelle abgewendet ist. In dieser Richtung werden beide Geifseln gleich stark kontraktorisch erregt (Fig. 255 *d*), und das Flagellat schwimmt infolgedessen gerade von der Reizquelle fort. So entsteht auch bei den zweigeifseligen Formen negative Chemotaxis etc. durch einseitige kontraktorische Erregung.

Was sich bei Polytoma und anderen Formen aus der Tätigkeit zweier Geifseln ergibt, das kommt bei den Wimperinfusorien schliefslich durch den Schlag zahlreicher Wimpern zu stande. Hier haben wir z. B. in den Bewegungen von Paramaecium das Analogon zu den Bewegungen eines langen, vielruderigen Bootes.

Schlagen alle Ruder auf beiden Seiten vollkommen gleich stark, so schwimmt das Boot geradeaus; schlagen die Ruder auf einer Seite stärker, so dreht sich das Boot nach der entgegengesetzten Seite. Dasselbe gilt von der Wimperbewegung beim Paramaecium. Schlagen die Wimpern auf beiden Seiten gleich stark, so schwimmt das Infusor in gerader Richtung vorwärts; wirkt dagegen von einer Seite her ein kontraktorisch erregender Reiz, so dafs die Wimpern auf der einen Seite des Körpers zu stärkerem Schlagen veranlafst werden, als auf der anderen (Fig. 256 *a*), so mufs sich der Körper so lange von der Reizquelle mit dem Vorderende abwenden, bis er mit seiner Längsachse in der Richtung des einfallenden Reizes eingestellt ist. Dann erst werden die Wimpern an korrespondierenden Punkten der beiden Körperlängsseiten gleich stark erregt, und die Zelle schwimmt in gerader Richtung von der Reizquelle fort. So ergibt sich schliefslich auch bei Wimperinfusorien negative Chemo-, Baro-, Thermo-, Phototaxis aus einseitiger kontraktorischer Erregung.

Ebenso einfach ist der Mechanismus der Achseneinstellung bei der positiven Chemo-, Thermo-, Phototaxis etc. der Flimmerzellen. Die Achseneinstellung bei diesen Reizwirkungen kann z. B. hervorgerufen

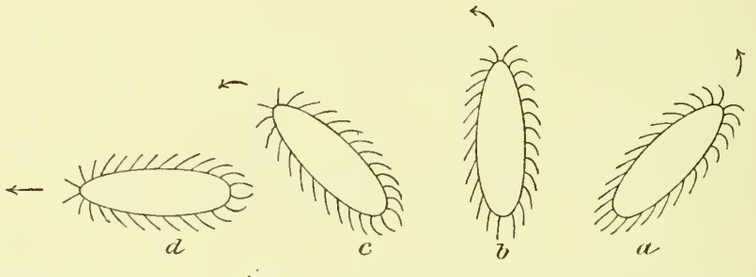


Fig. 256. Schema der Achseneinstellung eines Wimperinfusoriums bei kontraktorischer Erregung von rechts her. Die stärkere Konkavität der Wimpern nach hinten deutet die stärkere kontraktorische Erregung an. Die Pfeile bezeichnen die Richtung der Drehung und befinden sich am vorderen Körperpol.

werden durch eine einseitige expansorische Erregung. Denken wir uns, dafs ein Reiz von einer Seite her expansorisch erregend wirkt, so wird die Expansionsphase des Wimperschlages, d. h. die Rückkehr der Geifseln oder Wimpern in die Ruhelage, auf dieser Seite energischer erfolgen, als auf der gegenüberliegenden Seite des Körpers. Die Folge davon wird die umgekehrte sein, als wenn die Kontraktionsphase energischer wird, d. h. das Vorderende des Körpers wird sich nach der Seite des einfallenden Reizes hinwenden, bis die Längsachse in der Richtung des Reizes eingestellt ist. Es hängt dann allein von der relativen Gröfse der Kontraktions- und Expansionsphase der Wimpern ab, ob der motorische Effekt so gerichtet ist, dafs die Zelle in dieser Achseneinstellung sich auf die Reizquelle zu oder rückwärts von ihr fortbewegt. Diese Achseneinstellung aber mufs immer eintreten, mag sich die Zelle durch eine, zwei oder viele Flimmerhaare bewegen (Fig. 257).

Wirkt schliefslich von einer Seite her ein kontraktorisch erregender, von der andern ein expansorisch erregender Reiz auf die Iufusorienzelle ein, so liegt es auf der Hand, dafs beide bezüglich der Achseneinstellung des Körpers in gleichem Sinne wirken müssen, d. h. so, dafs der Körper sich mit dem Vorderteil nach der Seite des expansorischen Reizes einstellt. Ob in dieser Achseneinstellung eine Be-

wegung in der einen oder in der anderen Richtung oder gar ein Stillstand am Ort stattfindet, das hängt dann ganz von der Gröfse und Richtung des motorischen Effekts ab, den der Wimperschlag an beiden entgegengesetzten Körperenden hat. Dafs alle drei Möglichkeiten realisiert sind, zeigt am schönsten die Galvanotaxis, wo man je nach der Intensität des galvanischen Stromes Vorwärtsschwimmen, Stillstand am Orte oder endlich Rückwärtsgehen erzielen kann.

Auch der Mechanismus der Achseneinstellung bei kontraktorischer und expansorischer Lähmung auf einer Seite des Körpers ist nach den vorstehenden Betrachtungen ohne weiteres verständlich, denn es

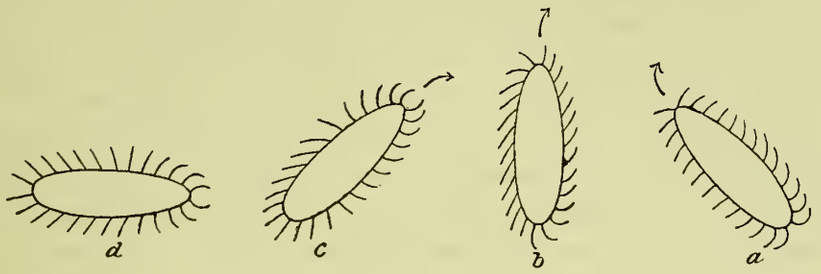


Fig. 257. Schema der Achseneinstellung eines Wimperinfusoriums bei expansorischer Erregung von rechts her. Die Pfeile befinden sich am vorderen Körperpol und geben die Drehungsrichtung an. Die stärkere Konkavität der Wimpern nach vorn deutet die expansorische Erregung an.

liegt auch hier eine Differenz in der Tätigkeit der Bewegungsorganoïde auf beiden Seiten des Körpers vor, die nach den bekannten Prinzipien eine Achsendrehung herbeiführen mufs, bis die Differenz auf beiden Seiten der Längsachse ausgeglichen ist.

Veranschaulichen wir uns an unserem ersten Schema, von dem wir ausgingen, die verschiedenen durch kontraktorische oder expansorische Erregung oder Lähmung des einen Körperpols veranlafsten Achseneinstellungen eines vorübergehend oder dauernd polar differenzierten Zellkörpers, so bekommen wir folgende Fälle, wobei die Pfeilspitze die Lage des vorderen Körperendes bezeichnet:

$$\frac{c \quad\longleftarrow\quad c+n}{e \qquad\quad e} \qquad \frac{c \quad\longrightarrow\quad c}{e \qquad\quad e+n}$$

$$\frac{c \quad\longrightarrow\quad c-n}{c \qquad\quad e} \qquad \frac{c \quad\longleftarrow\quad c}{e \qquad\quad e-n}$$

In Worten heifst das: Bei kontraktorischer Erregung oder expansorischer Lähmung von einer Seite her wendet sich der vordere Körperpol von der Reizquelle ab; bei kontraktorischer Lähmung oder expansorischer Erregung von einer Seite her wendet sich der vordere Körperpol der Reizquelle zu.

Dieses allgemeine Schema des Mechanismus der Achseneinstellung erfährt aber bei vielen Formen von Infusorien der speziellen Differenzierung ihres Wimperapparates entsprechend in Wirklichkeit mannigfache Modifikationen. So hat namentlich Jennings[1]) in den letzten

[1]) H. Jennings: „Studies on Reactions to stimuli in unicellular Organisms II. The mechanism of the motor reactions of Paramaecium.“ In Americ. Journ. of

Jahren für verschiedene Infusorienformen den Nachweis geführt, daſs jede Form auf gewisse einseitig einwirkende Reize mit einem ganz bestimmten Wimperreflex antwortet, der eine Bewegung zur Folge hat, welche den Zellkörper von der Reizquelle abwendet. Derartige spezielle Zellreflexe sind namentlich für die mit verschiedenartig differenzierten Wimpern versehenen Infusorien oft in sehr komplizierter Weise entwickelt, aber doch so, daſs jede Infusorienform meist nur über einen einzigen, ganz bestimmten Reflexmechanismus verfügt, der die Achseneinstellung des Körpers beherrscht. Für Opalina und Spirostomum hat kürzlich Wallengren[1]), wie bereits oben[2]) erwähnt, diese Reaktionsmechanismen in der eingehendsten Weise analysiert und damit die Mechanik der verschiedenartigen Achseneinstellungen, die an ihnen unter verschiedenen Bedingungen eintreten, speziell bei galvanischer Reizung vollständig aufgeklärt.

Ob sich die Zelle in der durch den Reiz erzeugten Achseneinstellung vorwärts oder rückwärts bewegt oder stillsteht, hängt im gegebenen Falle von dem Intensitätsverhältnis der Kontraktions- zu der Expansionsphase des Wimperschlages an der ganzen Zelle ab.

So ergeben sich die interessanten und im gesamten organischen Leben so überaus wichtigen Erscheinungen der positiven und negativen Chemotaxis, Barotaxis, Thermotaxis, Phototaxis und Galvanotaxis mit mechanischer Notwendigkeit als einfache Folgeerscheinungen aus den Differenzen im Biotonus, die an zwei verschiedenen Polen der freilebenden Zelle durch Einwirkung von Reizen hervorgerufen werden.

* * *

Indem wir den Kernpunkt des Stoffwechsels in dem fortwährenden Aufbau und Zerfall gewisser eiweiſsartiger Verbindungen von sehr labiler Konstitution erblickten, die wir, obwohl sie sich chemisch bisher nur ungenügend charakterisieren lieſsen, wegen ihrer hohen Bedeutung für das Leben kurz als Biogene bezeichneten, haben wir den Lebensvorgang selbst in einer schematisch einfachen Form definiert: Der Lebensvorgang ist die Summe aller der Prozesse, welche mit dem Aufbau und Zerfall der Biogenmoleküle verknüpft sind.

Die in die lebendige Substanz von aufsen her eintretende tote Materie wird durch komplizierte Umsetzungen in der lebendigen Substanz fortwährend selbst zu lebendiger Substanz formiert, aber sie stirbt auch fortwährend und wird wieder als tote Materie von der

---

Physiology. Vol. II, 1899. — Derselbe: „Studies on reactions etc. III. Reactions to localized stimuli in Spirostomum and Stentor.“ In the American Naturalist. Vol. XXXIII, 1899. — Derselbe: „Studies etc. IV. Laws of Chemotaxis in Paramaecium.“ In Americ. Journ. of Physiology. Vol. II, 1899. — Derselbe: „Studies etc. V. On the movements and motor reflexes of the Flagellata and Ciliata.“ Ebendas. Vol. III, 1900. — Derselbe: „Reactions of Infusoria to Chemicals: a criticism.“ In American Naturalist. Vol. XXXIV, 1900. — Verworn: „Psychophysiologische Protistenstudien. Experimentelle Untersuchungen.“ Jena 1889.

[1]) Wallengren: „Zur Kenntnis der Galvanotaxis.“ I, II u. III. In Verworns Zeitschr. f. allgem. Physiologie Bd. II u. III, 1903.

[2]) Vergl. pag. 491.

lebendigen Substanz ausgeschieden. So besteht das Leben aus einem ewigen Lebendigwerden und Sterben, das ununterbrochen und nebeneinander in jedem Augenblicke in aller lebendigen Substanz sich abspielt.

Die Gesamtheit aller Prozesse, die zum Aufbau lebendiger Substanz führen, bildet die Assimilationsphase, die Gesamtheit der mit dem Zerfall der lebendigen Substanz verknüpften Prozesse die Dissimilationsphase des Lebens. Assimilation und Dissimilation sind die Grundlage alles Lebens. Ihr Verhältnis zueinander, das wir als Biotonus bezeichneten, beherrscht die Lebenserscheinungen. Vom Beginn der Entwicklung bis zum Tode ändert sich der Biotonus ununterbrochen von selbst, indem einzelne Glieder der Assimilations- oder Dissimilationsreihe andere Werte annehmen, und damit ändern sich die Lebenserscheinungen im einzelnen ebenfalls. Desgleichen ändert sich der Biotonus, wenn Reize auf die lebendige Substanz einwirken, und dementsprechend verändern sich auch die Lebenserscheinungen unter dem Einfluſs der Reize. So sind die Lebenserscheinungen bestimmt durch die einzelnen Glieder der langen Stoffwechselkette, die zusammen den eigentlichen Lebensvorgang bilden.

II. Die Mechanik des Zelllebens.

Nachdem wir den Stoffwechsel als den elementaren Lebensvorgang erkannt haben, entsteht nunmehr die Aufgabe, die Lebenserscheinungen, die wir als Ausdruck des Lebensvorgangs auffassen müssen, mechanisch aus dem Stoffwechsel abzuleiten.

Wir haben gesehen, daſs alle lebendige Substanz, die jetzt die Erdoberfläche bewohnt, die Form von Zellen besitzt, daſs also die Zelle der eigentliche Sitz des Lebensvorgangs ist. In der Zelle finden wir zugleich die allgemeinen Lebenserscheinungen in ihrer elementaren Form. Eine mechanische Analyse der Lebenserscheinungen muſs daher, wenn sie nicht auf halbem Wege stehen bleiben will, die Zelle selbst zu ihrem Untersuchungsobjekt machen. Dabei harrt zuerst die Frage, wie sich der Stoffwechsel der lebendigen Substanz, den wir uns bisher nur schematisch an einem gleichförmigen Substrat vorgestellt haben, in der Zelle mit den charakteristischen Differenzierungen ihres Inhalts gestaltet, ihrer Beantwortung, ehe wir daran denken können, die verschiedenen Lebenserscheinungen der Zelle mechanisch aus ihrem Stoffwechsel abzuleiten. Sind wir auch bei unseren sehr geringen Kenntnissen der einzelnen chemischen Prozesse in der Zelle noch immer weit entfernt davon, uns ein detailliertes Bild von dem feineren Stoffwechselgetriebe in der Zelle zu machen, so haben uns doch die Untersuchungen der letzten zehn Jahre genügend Material geliefert, um eine Vorstellung von den allgemeinen Verhältnissen des Stoffwechsels in der Zelle zu gewinnen. Vor allen Dingen haben uns die Untersuchungen des letzten Jahrzehnts mit einer groſsen Anzahl von Tatsachen bekannt gemacht, die uns über die viel erörterte Bedeutung der beiden wesentlichen Zellbestandteile, des Kerns und Protoplasmas, sowie über die Art ihrer Beziehung zueinander manchen Aufschluſs verschaffen.

A. Die Rolle des Kerns und Protoplasmas im Leben der Zelle.

1. Die Theorie von der Alleinherrschaft des Kerns in der Zelle.

Die klassischen Untersuchungen der älteren Protoplasmaforscher, unter denen nur Dujardin und Max Schultze genannt seien, waren darauf gerichtet, das Protoplasma als Träger aller Lebenstätigkeiten hinzustellen. Mit dem Zellkern wufste man in der älteren Zellenlehre nichts anzufangen, denn da man alle wahrnehmbaren Lebenserscheinungen sich am Protoplasma abspielen sah, hielt man den Kern für unwesentlich und beschäftigte sich nicht weiter mit ihm.

Es ist psychologisch interessant und eine charakteristische Erscheinung in der Geschichte des menschlichen Denkens, dafs die Erkenntnis der Wahrheit erst nach beiden Seiten um den Mittelpunkt der Wahrheit herum pendelt, ehe sie an demselben stehen bleibt. Eine extreme Anschauung, die sich im Laufe der Zeit als unhaltbar herausgestellt, führt einen Umschlag in das gegenteilige Extrem herbei, und erst allmählich wird durch eine gesunde Reaktion die wahre Mitte gefunden. So geschah es in der Zellenlehre. Die ursprüngliche Vorstellung von der alleinherrschenden Rolle des Protoplasmas in der Zelle schlug in neuerer Zeit, nachdem man gefunden hatte, dafs der Kern besonders bei der Fortpflanzung der Zelle durch Teilung und bei der Befruchtung des Eies tiefgreifende Veränderungen erfährt, während das Protoplasma scheinbar ruhig bleibt, in die gegenteilige Vorstellung von der Alleinherrschaft des Kerns um, d. h. in die Vorstellung, dafs der Kern den wesentlichen Träger des Zelllebens vorstelle, während das Protoplasma nur eine accessorische Rolle im Zellleben spiele. Was man in der älteren Zelllehre ausschliefslich dem Protoplasma zuschrieb, das wies man in der neueren Zelllehre allein dem Zellkern zu, und erst seit dem letzten Jahrzehnt beginnt sich eine gesunde Reaktion gegen diesen Umschlag in das andere Extrem geltend zu machen.

Es ist nicht möglich, auf alle einzelnen Tatsachen einzugehen, welche in neuerer Zeit bezüglich der Rolle des Zellkerns und Protoplasmas zusammengetragen worden sind. Es wird genügen, wenn wir einige der wichtigeren Beobachtungen und Versuche anführen, die zu bemerkenswerten Schlufsfolgerungen Anlafs gegeben haben.

Die Vorstellung, dafs der Zellkern eine Alleinherrscherrolle in der Zelle spiele, hat in unserer Zeit eine ziemlich weite Verbreitung gewonnen und ist in verschiedener Form zum Ausdruck gekommen. Vor allem hat im Hinblick auf die überraschend komplizierten und regelmäfsigen Veränderungen, welche die neuere Morphologie bei den Erscheinungen der Befruchtung und Teilung der Eizelle am Zellkern nachgewiesen hat, die von hervorragenden Forschern, wie Weissmann, Hertwig, Boveri u. a. vertretene Ansicht an Boden gewonnen, dafs der Zellkern der Träger der „Vererbungsstoffe“ sei, und dafs die Vererbung nur durch die Übertragung gewisser Stoffe des Zellkerns auf die Nachkommen erfolge, während das Protoplasma keine für die Vererbung nötigen Stoffe enthalte.

Die Tatsache, dafs bei der Befruchtung der Eizelle durch die Samenzelle nur eine verschwindend geringe Protoplasmamenge von

seiten der letzteren auf die Nachkommen übertragen wird, da das Spermatozoon zum überwiegenden Teil aus Kernmasse besteht, hat dazu verführt, diese geringe Protoplasmamenge des Spermatozoons vollständig zu vernachlässigen und damit die Übertragung der väterlichen Eigenschaften auf die Nachkommen allein dem Kern des Spermatozoons zuzuschreiben. Das war um so naheliegender, als die geringe Protoplasmamasse des Spermatozoons, die hauptsächlich in der Geifsel enthalten ist, nach dem Eindringen desselben in die Eizelle sich nicht mehr weiter vom Protoplasma der letzteren unterscheiden läfst, während die charakteristischen und tiefgehenden Veränderungen, die durch die Befruchtung bedingt werden, allein am Kern in die Erscheinung treten. Indessen, kritischeren Köpfen war die Hinfälligkeit der Argumente, auf welche sich die Alleinherrschaftstheorie des Kerns bei der Vererbung stützte, peinlich, und so suchten sie nach unzweideutigen Beweisen für dieselbe.

Die fundamentale Tatsache, welche Nussbaum[1]) an Infusorien festgestellt hatte, dafs kernlose Teilstücke einer Zelle nach einiger Zeit unfehlbar zu Grunde gehen, während kernhaltige sich zu vollständigen Zellen regenerieren und durch Zellteilung weiter fortpflanzen, wurde durch Gruber[2]) auf experimentellem Wege an anderen Infusorien bestätigt und als direkter Beweis für die Alleinherrschaftstheorie des Kerns ins Feld geführt. Gruber[3]) sagt: „Auf rein empirischem Wege werden wir hier vor die unumstöfsliche Tatsache gestellt, dafs der Kern der wichtigste, dafs er der arterhaltende Bestandteil der Zelle ist, und dafs man ihm mit Recht die höchste Bedeutung bei den Vorgängen der Befruchtung und Vererbung zuschreibt.“ Gruber vergifst aber dabei, dafs man, um den Kern allein als arterhaltenden Bestandteil der Zelle hinstellen zu dürfen, auch noch das umgekehrte Experiment ausführen, nämlich auch den Kern ohne Protoplasma untersuchen mufs. Bleibt dann der Kern am Leben, regeneriert er sich einen neuen Protoplasmakörper, und vervollständigt er sich zu einem ganzen Individuum, so wäre sein Versuch in der Tat ein „unumstöfslicher Beweis“ für die Ansicht von der allumfassenden Bedeutung des Kerns gewesen. Geht aber der protoplasmaberaubte Kern ebenso ohne Regeneration zu Grunde wie das kernberaubte Protoplasma, so liegt kein Grund vor, dem Kern mehr zuzuschreiben als dem Protoplasma; man könnte dann mit demselben Recht das Protoplasma als den arterhaltenden Bestandteil der Zelle ansprechen. Ein Experiment in dieser Richtung zeigt aber, dafs der protoplasmaberaubte Kern ebenso zu Grunde geht, wie das kernlose Protoplasma. Man kann bei dem grofsen Radiolar Thalassicolla (Fig. 25 *d* pag. 88) den mit bloſsem Auge sichtbaren Zellkern durch eine geschickte Operation mit feinen Instrumenten aus dem Protoplasma der Zentralkapsel unverletzt herausnehmen und isoliert beobachten. Die Folge zeigt, dafs der Kern, selbst wenn er vor allen

---

[1]) Nussbaum: „Über spontane und künstliche Teilung von Infusorien.“ In Verh. d. naturh. Ver. d. preufs. Rheinlande. Bonn 1884. — Derselbe: „Über die Teilbarkeit der lebendigen Materie. I. Die spontane und künstliche Teilung der Infusorien.“ In Arch. f. mikr. Anat. Bd. 26, 1886.

[2]) A. Gruber: „Über künstliche Teilung der Infusorien.“ In Biol. Zentralblatt Bd. 4 u. 5, 1885.

[3]) Gruber: „Beiträge zur Kenntnis der Physiologie und Biologie der Protozoën.“ In Ber. d. naturforsch. Ges. zu Freiburg i. B. Bd. 1, 1886.

Schädlichkeiten geschützt ist, nach einiger Zeit stets, ohne auch nur eine Spur von Regenerationserscheinungen sehen zu lassen, zu Grunde geht[1]). Das gleiche kann man bei Infusorien konstatieren. Damit ist aber die Beweiskraft des Gruberschen Arguments gebrochen.

Ein anderes Experiment, das der Alleinherrschaftstheorie des Kerns zur Stütze dienen sollte, stellte Boveri[2]) an Seeigeleiern an. Im Anschluſs an die von den Brüdern Hertwig[3]) beobachtete Tatsache, daſs auch kernlose Protoplasmastücke von Seeigeleiern durch Spermatozoën noch befruchtet werden, fand Boveri, daſs diese befruchteten Stücke sich auch noch weiter entwickeln, und zwar zu einer Zwerglarvenform, die, abgesehen von ihrer Kleinheit, im übrigen vollkommen den normalen Larven gleicht. Diese Tatsache benutzte Boveri zu Kreuzbefruchtungsversuchen von kernlosen Eistücken einer Seeigelform mit Spermatozoën einer andern Form, nämlich von kernlosen Eistücken des Sphaerechinus granularis mit Spermatozoën von Echinus microtuberculatus. Er schüttelte eine Anzahl Eier von Sphaerechinus in einem Reagenzglase, wobei immer kernlose Protoplasmastücke abgesprengt werden, und befruchtete die geschüttelte Flüssigkeit mit Sperma von Echinus. Isolierte kernlose Teilstücke zu befruchten, gelang nicht, da eine Kreuzbefruchtung zwischen den beiden Formen nur verhältnismäſsig sehr selten eintritt. Unter den durch die Befruchtung erzielten Larven befanden sich:

a. Bastardformen, wie sie bei der Kreuzung der beiden Arten immer erhalten wurden.
b. Zwergbastardformen, die Boveri von der Befruchtung kernhaltiger Teilstücke herleitet.
c. Zwergformen mit echtem Echinus-Charakter, die Boveri von der Befruchtung kernloser Teilstücke ableitet.

Das Vorkommen der letzteren Larvenformen besitzt nun nach Boveris Auffassung direkte Beweiskraft für die Alleinherrschaftstheorie des Kerns, denn da von der einen Seeigelart nur kernloses Protoplasma der Eizelle, von der andern dagegen auch der Kern des Spermatozoons übertragen sei, so sei durch den Erfolg, welcher Larven von der väterlichen Form ergeben habe, bewiesen, daſs nur der Kern der Träger der Vererbungsstoffe sein könne. Bei einer kritischen Betrachtung indessen ergibt sich, daſs dieser Versuch, der bisher vielfach als die festeste Stütze der Alleinherrschaftstheorie betrachtet worden ist, in mehr als einer Beziehung völlig unbrauchbar für den genannten Zweck erscheint. Zunächst nämlich läſst sich die Abstammung der Zwerglarven vom Typus der väterlichen Art bezweifeln. Da die Befruchtung kernloser Eistücke der einen mit Spermatozoën der andern Art nicht isoliert gelang, so bleibt es sehr fraglich, ob die in Frage stehenden Larven auch wirklich aus einer solchen Befruchtung stammten. Es wäre denkbar, daſs sich auch aus der Befruchtung von kernhaltigen Eistücken oder ganzen Eiern der einen mit den Spermatozoën der andern Form Larven von überwiegend väterlicher

[1]) Verworn: „Die physiologische Bedeutung des Zellkerns.“ In Pflügers Arch. Bd. 51, 1891.

[2]) Boveri: „Ein geschlechtlich erzeugter Organismus ohne mütterliche Eigenschaften.“ In Sitzungsber. d. Ges. f. Morphol. u. Physiol. zu München 1889.

[3]) O. u. R. Hertwig: „Untersuchungen über den Vorgang der Befruchtung und Teilung des tierischen Eies unter dem Einfluſs äuſserer Agentien.“ In Jen. Zeitschr. f. Naturw. 1887.

Form entwickeln können; sehen wir doch, dafs sich auf die Nachkommen sehr häufig ganz vorwiegend die Eigenschaften des Vaters oder der Mutter übertragen. Die verschiedenen Larvenformen, welche Boveri in seinem Versuch erhielt, besitzen aber in dem betreffenden Entwicklungsstadium noch so wenige charakteristische Unterscheidungsmerkmale, dafs man aus dem Vorhandensein dieser wenigen Eigentümlichkeiten durchaus nicht mit Sicherheit auf eine einseitige Abstammung Schlüsse ziehen darf. Aber selbst in dem Falle, dafs man die Deutung, welche Boveri von der Abstammung der betreffenden Larven gibt, annehmen wollte, wäre der Versuch doch nichts weniger als beweisend. Er wäre beweisend nur dann, wenn nicht das ganze Spermatozoon, sondern nur der Kern desselben sich mit dem kernlosen Protoplasma der Eizelle vereinigt hätte. Wären in diesem Falle Larven vom Charakter des Vaters entstanden, so müfste man in der Tat annehmen, dafs der Kern allein Träger der Vererbung sein könne. Da aber das Spermatozoon eine vollständige Zelle mit Kern und Protoplasma ist, so ist durch nichts bewiesen, dafs nicht auch das Protoplasma an der Vererbung teilnähme. Dafs sich ganz überwiegend oder ausschliefslich väterliche Charaktere an den betreffenden Larven bemerkbar machen, darf doch wohl kaum verwundern, da ja von väterlicher Seite eine ganze Zelle in die Befruchtung eingegangen sein soll, von mütterlicher Seite aber nur ein Stückchen Protoplasma, das bekanntlich durch den Verlust seines Kerns dem Tode geweiht ist und seine charakteristischen Eigenschaften nicht mehr dauernd behaupten, mithin auch nicht vererben kann. Die Ansicht Boveris, dafs in seinem Versuch auch mütterliche Eigenschaften hätten vererbt werden müssen, wenn das Protoplasma ebenso an der Vererbung beteiligt wäre, wie der Kern, erscheint also im Hinblick auf die fundamentale Tatsache des unfehlbaren Absterbens kernloser Protoplasmamassen als gegenstandslos. Nach alledem können wir nicht umhin, auch den Versuch Boveris für die Entscheidung der Frage, ob im Kern allein die charakterbestimmenden Eigenschaften der Zelle enthalten sind, als völlig indifferent zu betrachten, und die gleiche Stellung zu dem Experiment Boveris nehmen auf Grund ihrer eigenen Untersuchungen Morgan, Seeliger und Yves Delage ein.

Eine andere Form der Alleinherrschaftstheorie spricht sich in der Ansicht von Eimer[1]), Hofer[2]) u. a. aus, dafs der Kern nach Art eines nervösen Zentralorgans die Lebenserscheinungen der Zelle, vor allem die Bewegungen des Protoplasmas, beherrsche. Eimer stützt sich dabei auf verschiedene, nicht ganz unangefochtene morphologische Beobachtungen über die Endigung von Nervenfasern in Kernen, sogar in Kernkörperchen von Zellen. Allein selbst wenn diese Verhältnisse sich wirklich bestätigen sollten, so würde darin doch immer noch kein Grund liegen, dem Kern allein die Regulierung der Bewegungen des Protoplasmas zuzuschreiben. Hofer dagegen glaubt aus Experimenten an Amöben den Schlufs ziehen zu dürfen, dafs „der Zellkern ein regulatorisches Zentrum für die Bewegung darstellt". Hofer zerschnitt

---

[1]) Eimer: „Die Entstehung der Arten auf Grund von Vererben erworbener Eigenschaften nach den Gesetzen organischen Wachsens." Jena 1888.

[2]) B. Hofer: „Experimentelle Untersuchungen über den Einfluss des Kerns auf das Protoplasma." In Jen. Zeitschr. f. Naturw. 1889.

nämlich den Körper von grofsen Amöben in einen kernhaltigen und einen kernlosen Teil. Während der kernhaltige Teil sich darauf und auch weiterhin ganz wie eine vollständige Amöbe verhielt, zeigte das kernlose Stück nur noch etwa 15—20 Minuten normales Verhalten. Dann wurden die Bewegungen unregelmäfsig, indem die Pseudopodienbildung abnorme Formen zeigte, und hörten schliefslich ganz auf. Daraus zieht Hofer den Schlufs, dafs das Protoplasma zwar die Fähigkeit der Bewegung besitzt, aber dafs der Kern ein Zentrum vorstelle, welches die Bewegungen des Protoplasmas reguliere. Dafs diese Vorstellung sich nicht halten läfst, geht schon aus den ausgezeichneten Experimenten Balbianis [1]) hervor, der beobachtete, dafs kernlose Teilstücke von Infusorien unter günstigen Bedingungen noch viele Tage lang mit völlig unveränderten Bewegungen am Leben bleiben. Umfassende Versuche an verschiedenen Rhizopoden und Infusorien [2]), besonders aber an solchen Wimper-Infusorien, die recht komplizierte und charakteristische Bewegungen ausführen, sind schliefslich speziell gerade darauf gerichtet gewesen, die Frage zu entscheiden, ob man den Kern als Bewegungszentrum im Sinne der Zentra des Zentralnervensystems bei den höheren Tieren auffassen dürfe. Den Erfolg können wir uns am besten durch einen vivisektorischen Versuch an dem Infusorium Lacrymaria vor Augen führen.

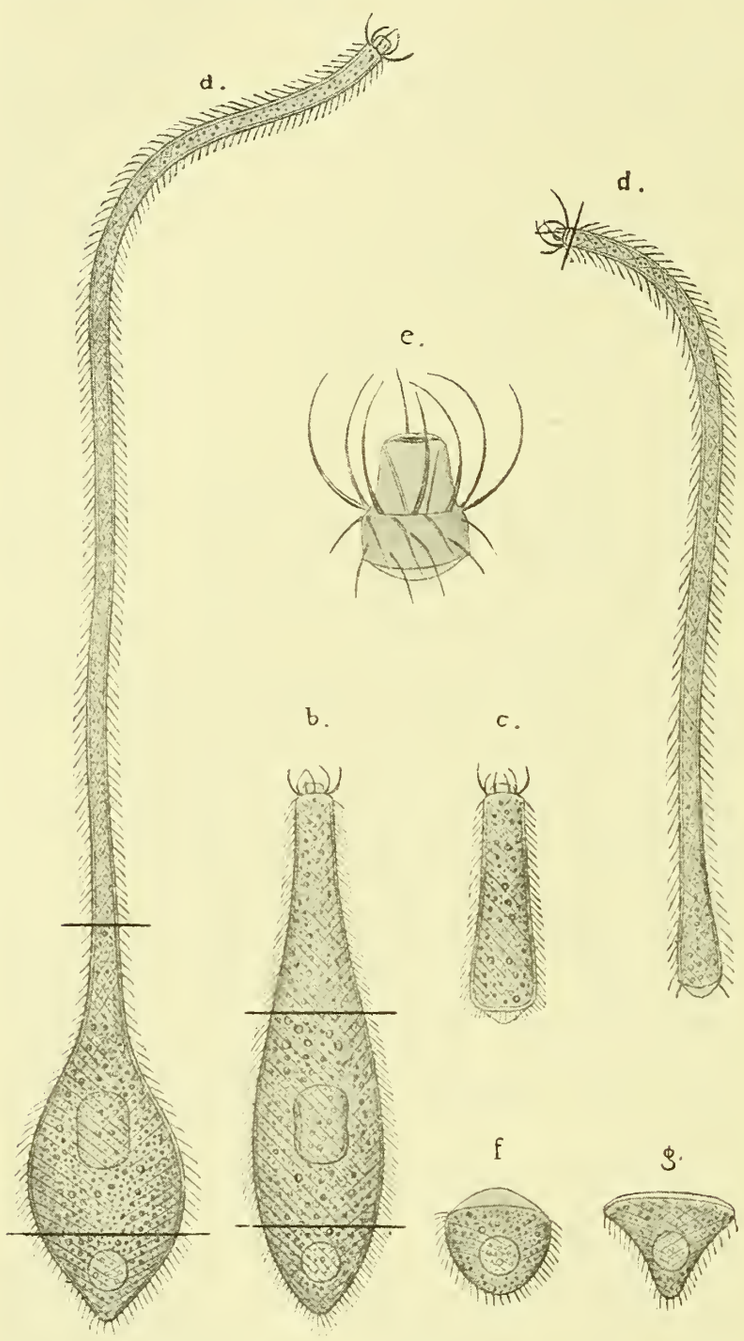


Fig. 258. Vivisektorische Zerteilung von Lacrymaria olor. Die schwarzen Linien geben die Schnittführung an. *e* Abgeschnittener Kopfteil stärker vergröfsert.

[1]) Balbiani: „Recherches expérimentales sur la mérotomie des Infusoirs cilies.“ In Recueil zoologique Suisse Tome 5, 1888.

[2]) Verworn: „Psycho-physiologische Protistenstudien. Experimentelle Untersuchungen.“ Jena 1889.

Lacrymaria olor wird zu den holotrichen Ciliaten gerechnet und zeichnet sich durch ihre höchst charakteristischen Bewegungen aus, weshalb sie für Versuche über den Einfluſs des Kerns auf die Bewegung ein ausgezeichnetes Objekt abgibt. Das Protist ist in mittlerem Kontraktionszustande flaschenförmig und läſst einen Körper-, Hals- und Kopfteil unterscheiden (Fig. 258 *a* und *b*). Ist das Protist ungestört, so ist es in rastloser Bewegung, wobei jedem Teil des Zellleibes seine eigentümliche Tätigkeit zukommt. Der Körperteil macht fortwährende Gestaltsveränderungen von peristaltischem Charakter. Der Hals streckt sich bald zu einem äuſserst langen und dünnen Faden aus, der mit seinem Vorderende sich verlängert, verkürzt, umbiegt und zwischen den Schlammteilchen hierhin und dorthin tastet (Fig. 258 *a*), bald schnellt er wieder wie ein ausgespannter Gummifaden plötzlich zusammen, um nach kurzem sein Spiel von neuem zu beginnen. Das Kopfende schlieſslich tastet mit den langen Wimpern seines Mundteils überall auf den Gegenständen im Wasser umher, gleichsam als wenn die Wimpern wie Füſschen darauf entlang liefen. Dabei ist das ganze Protist durch die wechselnde Richtung des Wimperschlages in einem ewigen Vorwärts- und Rückwärtszucken begriffen, so daſs es nur wenig von der Stelle kommt und hauptsächlich den langen Hals und Kopf mit rastlosem Eifer umhersuchen läſst. Wird es gereizt, so zuckt es plötzlich zusammen und schwimmt in mittlerem Kontraktionszustande zuerst eine weitere Strecke rückwärts, nimmt dann wieder die Richtung nach vorn an und wirbelt in rasender Geschwindigkeit unter beständiger Achsendrehung vorwärts durch das Wasser.

Der Kern mit dem dicht anliegenden Nebenkern liegt im mittleren Abschnitt des Körperteils.

Bei einiger Geduld gelingt es nun, unter dem Mikroskop durch scharfe Schnitte die einzelnen Körperteile abzutrennen, wobei der Kopfteil, der Halsteil und das hintere Endstück des Körpers stets kernlos sind, während der Körperteil immer die beiderlei Kerne enthält. Der Erfolg der Durchschneidung ist zunächst bei jedem Teilstück der, daſs die Wimperbewegung sehr beschleunigt ist. Die Stücke wirbeln daher alle im Kontraktionszustande mit rasender Geschwindigkeit unter Achsendrehung durch das Wasser. Allmählich läſst die enorme Steigerung der Wimpertätigkeit nach, und bald benimmt sich jedes Teilstück genau so, wie es sich benahm, als es noch im Zusammenhang mit dem ganzen Protist stand. Der kernhaltige Körperteil setzt seine metabolischen Bewegungen fort, durch Wechseln in der Richtung des Wimperschlages bald vorwärts, bald rückwärts zuckend, der Halsteil zieht sich bald lang aus (Fig. 258 *d*) und tastet ruhelos umher, obwohl er weder Kopf- noch Körperteil mehr besitzt, bald schnellt er wie eine Gummischnur zusammen (Fig. 258 *c*) und streckt sich wieder aus, der Kopfteil endlich läuft, da er jetzt vom Körper befreit ist, wie ein selbständiges Individuum auf den Schlammteilchen im Wasser umher unter ganz denselben Wimperbewegungen wie am unverletzten Protist (Fig. 258 *e*). Kurz, jedes Teilstück verhält sich in seinen Bewegungen noch genau so wie am Körper der normalen Lacrymaria. Auf Reize tritt bei allen Teilstücken Zusammenzucken durch Kontraktion der Myoïde ein und Beschleunigung des Wimperschlages, die zur Wirbelbewegung unter Achsendrehung führt, also ganz wie sie auf Reizung beim unverletzten Protist eintritt. Dieses normale Ver-

halten der Bewegung bleibt bei den kernlosen Teilstücken in der Regel nahezu einen Tag lang bestehen. Alsdann tritt der bekannte Unterschied zwischen kernlosen und kernhaltigen Stücken hervor, dafs die kernlosen zu Grunde gehen, während die kernhaltigen sich bereits zu ganzen Individuen regeneriert haben.

Das Verhalten der kernlosen Teilstücke von Zellen läfst sich also dahin charakterisieren, dafs nach Überwindung eines durch den Reiz der Operation verursachten Erregungsstadiums jedes Stück fortfährt, die ihm am unverletzten Protist eigentümlichen Bewegungen auszuführen und auch auf Reize in derselben Weise zu reagieren, wie vor der Operation. Erst die zum Tode führenden Erscheinungen der Nekrobiose, welcher das kernlose Protoplasma anheimfällt, ändern auch das normale Verhalten der Bewegungen.

Wie in diesem, so zeigt sich in sämtlichen vivisektorischen Versuchen, dafs die Bewegungen kernloser Protoplasmastücke nach Überwindung eines durch die Operation verursachten Erregungsstadiums stets noch längere Zeit, häufig mehrere Tage lang, in vollkommen unveränderter Weise fortbestehen und erst im Verlauf der Nekrobiose des Teilstücks Störungen und schliefslich Stillstand erfahren. Damit stimmen auch die tatsächlichen Befunde Hofers vollständig überein. Übrigens hat neuerdings Štolc[1]) auch von Amöben kernlose Stücke unter günstigen Bedingungen wochenlang mit normalen Bewegungen isoliert am Leben erhalten können. Wenn aber die normale Bewegung des Protoplasmas nach Entfernung des Kerns noch tage- und wochenlang fortbesteht, so kann der Kern kein regulatorisches Zentrum für die Bewegung sein, und damit fällt die Zentrumstheorie in sich zusammen.

2. Kern und Protoplasma als Glieder in der Stoffwechselkette der Zelle.

Wenn aus den oben angestellten Erörterungen hervorgeht, dafs die neueren Vorstellungen von der Alleinherrschaft des Kerns in der Zelle, mögen sie in dieser oder in jener Form auftreten, ebensowenig Berechtigung haben, wie die älteren Vorstellungen, welche im Protoplasma allein den wesentlichen Träger des Lebens erblickten, so liegt nach alledem die Vermutung nahe, dafs die Wahrheit zwischen beiden Ansichten in der Mitte gelegen ist, d. h. dafs weder der Kern noch das Protoplasma allein die Hauptrolle im Leben der Zelle spiele, sondern dafs beide in gleicher Weise am Zustandekommen der Lebenserscheinungen beteiligt seien.

In der Tat zeigt uns die ganze Fülle aller bisherigen Versuche und Beobachtungen über die Beziehungen zwischen Zellkern und Protoplasma, dafs diese Vermutung richtig ist. Da es zu weit führen würde, das ganze hierher gehörige Tatsachenmaterial anzuführen, so mögen nur die wichtigeren Erscheinungen an diesem Orte Platz finden.

---

[1]) A. Štolc: „Über das Verhalten des Neutralrots im lebendigen Protoplasma. Nach Versuchen mit Amoeba proteus.“ In Verworns Zeitschr. f. Allgem. Physiologie Bd. I, 1902.

Die erste und bedeutsamste Tatsache ist die bereits erwähnte, durch alle bisherigen vivisektorischen Experimente an den verschiedenartigsten Zellen festgestellte Erscheinung, dafs kernlose Protoplasmamassen ebenso wie protoplasmaberaubte Kerne nach längerer oder kürzerer Zeit unfehlbar zu Grunde gehen. Damit ist unzweideutig der Beweis geliefert, dafs die Lebenserscheinungen der Zelle nur durch die ungestörte Wechselwirkung beider Zellteile, des Kerns und des Protoplasmas, zu Stande kommen. Dafs diese Wechselbeziehungen Stoffwechselbeziehungen sein müssen, liegt von vornherein schon auf der Hand, da ja die Lebenserscheinungen nur Ausdruck des Stoffwechsels der Zelle sind. Durch die Erscheinungen, welche an kernberaubten Protoplasmamassen bis zu ihrem Tode sich einstellen, überzeugen wir uns aber auch an spezielleren Tatsachen von dieser Wahrheit. In der oft ziemlich langen Zeit, die von der Entfernung des Kerns bis zum Tode der entkernten Protoplasmamasse verläuft, machen sich nämlich nach und nach gewisse Ausfallserscheinungen im Stoffwechsel bemerkbar, während manche Lebenserscheinungen noch bis in die letzte Zeit vor dem Tode bestehen bleiben. Diese Ausfallserscheinungen zeigen uns direkt, dafs durch die Ausschaltung des Kerns der Stoffwechsel des Protoplasmas eine Störung erlitten hat.

Die eine Reihe von Ausfallserscheinungen bezieht sich auf die Verarbeitung der aufgenommenen Nahrung und ist besonders gut an dem nackten Protoplasma der Rhizopoden zu beobachten. Hat man von einer Polystomella, deren zierliche, schneckenförmige Kalkschale mit einem gewöhnlich nur einkernigen Protoplasmakörper erfüllt ist, durch einen geschickten Schnitt ein Stück der Schale mit kernlosem Protoplasma-Inhalt abgeschnitten, so bildet das Protoplasma nach einiger Zeit wieder ganz normale Pseudopodien und verhält sich noch tagelang wie eine unversehrte Polystomella. An den mit einem feinen klebrigen Sekret überzogenen Pseudopodien fangen sich auch noch kleine Infusorien, die der Polystomella zur Nahrung dienen, ja diese Infusorien können unter Umständen auch noch durch die Einwirkung des sie umfliefsenden Protoplasmas der Pseudopodien getötet werden; aber es findet keine Verdauung derselben mehr statt[1]). Die gleiche Beobachtung kann man sehr gut an den grofsen Radiolarien machen, die, wie Thalassicolla, mit Leichtigkeit ihrer Zentralkapsel mit Kern beraubt werden können. Der ganze grofse kernlose Protoplasmakörper verhält sich nach dieser Operation zunächst wie eine ganze Thalassicolla. Die Pseudopodien halten anschwimmende Nahrungs-Infusorien fest und umgeben sie mit ihrem Protoplasma. Auch werden die Infusorien noch getötet und bisweilen sogar in ihrer Gestalt noch deformiert; aber eine vollständige Verdauung tritt nicht mehr ein[2]). Das Gleiche beobachtete Hofer[3]) bei grofsen Exemplaren von Amöben. Wenn er Amöben, die Infusorien gefressen hatten, so unter dem Mikroskop teilte, dafs in

[1]) Verworn: „Biologische Protistenstudien I.“ In Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. 46, 1888.

[2]) Verworn: „Die physiologische Bedeutung des Zellkerns.“ In Pflügers Arch. Bd. 51, 1891.

[3]) B. Hofer: „Experimentelle Untersuchungen über den Einfluſs des Kerns auf das Protoplasma.“ In Jen. Zeitschr. f. Naturw. Bd. 17, 1889.

die kernhaltige sowohl wie in die kernlose Hälfte des Protoplasmas Nahrungsinfusorien zu liegen kamen, so wurden dieselben in der kernlosen Hälfte nur schwach angedaut, blieben dann aber unverändert liegen, während sie in den kernhaltigen Hälften vollständig verdaut wurden, wie in einer unversehrten Amöbe. Aus allen diesen Versuchen geht also hervor, dafs die Assimilation der aufgenommenen Nahrung im Protoplasma nach Ausschaltung des Zellkerns aufhört.

Ebenso wie der Verbrauch fällt auch die Produktion gewisser Stoffe von seiten des Protoplasmas nach Entfernung des Kerns aus. Eine kernlose Protoplasmamasse von Polystomella scheidet keinen kohlensauren Kalk mehr aus, um ihre Kalkschale zu ergänzen, während die kernhaltigen Stücke den Defekt ihrer Kalkschale alsbald durch Anlagerung neuer Kalkmassen an der Wundstelle wieder ausbessern [1]). Die Sekretion von Schleim seitens des nackten Protoplasmas der Amöben ist, wie Hofer [2]) gezeigt hat, an kernlosen Massen nicht mehr zu beobachten, so dafs die Stücke nach der Entkernung frei im Wasser flottieren, ohne sich an die Unterlage anheften zu können, während die kernhaltigen Protoplasmamassen sich bald nach der Operation wie unverletzte Amöben wieder mit einer feinen Schleimschicht an der Unterlage ankleben und weiterkriechen. Bei den kernlosen Pseudopodien von Difflugia findet zwar anfangs noch eine Schleimsekretion statt, hört aber bald nachher auf, und die Protoplasmamassen verlieren das Vermögen sich anzuheften nach einigen Stunden ebenfalls [3]). Eine sehr charakteristische Erscheinung schliefslich ist der Ausfall der Zelluloseproduktion zur Bildung einer Zellwand, den Klebs [4]) bei Pflanzenzellen beobachtete. Klebs benutzte zu seinen Versuchen die Tatsache, dafs unschädliche Lösungen wasserentziehender Stoffe den Protoplasmakörper der Pflanzenzelle zur Zusammenziehung und dabei oft zum Zerfall in einzelne Protoplasmakugeln veranlassen, ein Vorgang, der von den Botanikern als Plasmolyse bezeichnet wird. Setzte er Fäden von Zygnema oder Spirogyra in eine 16 % Rohrzuckerlösung, so zerfiel der Protoplasmakörper der Zellen in vielen Fällen in zwei oder mehrere Kugeln, von denen nur eine den in der Einzahl vorhandenen Zellkern enthielt. Sowohl kernhaltige als kernlose Teilstücke blieben lange Zeit am Leben, selbst die kernlosen in vielen Fällen bis zu 6 Wochen. Aber es zeigte sich während dieser Zeit an beiden ein durchgreifender Unterschied: Die kernhaltigen Stücke umkleideten sich alsbald mit einer neuen Zellulosemembran, während die kernlosen stets nackt blieben. Es geht aus diesem Versuche hervor, dafs der Zellkern mit seinem Stoffwechsel wesentlich an der Bildung der Zellulose beteiligt ist. Der Versuch ist aber besonders deshalb so interessant, weil er in jüngster Zeit eine wünschenswerte Ergänzung erfahren hat durch einen andern Versuch, den Demoor [5]) an den Zellen der Spirogyrafäden ange-

---

[1]) Verworn: „Biologische Protistenstudien I.“ In Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. 46, 1888.

[2]) B. Hofer: „Experimentelle Untersuchungen über den Einfluſs des Kerns auf das Protoplasma.“ In Jen. Zeitschr. f. Naturw. Bd. 17, 1889.

[3]) Verworn: „Biologische Protistenstudien II.“ In Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. 50, 1894.

[4]) G. Klebs: „Über den Einfluſs des Kerns in der Zelle.“ In Biol. Zentralbl. Nr. 7, 1887.

[5]) Jean Demoor: „Contribution à l'étude de la cellule.“ In Arch. de Biologie Tome XIII. Liège 1894.

stellt hat. In analoger Weise, wie man nämlich durch vivisektorische Operationen den Einfluſs des Kerns auf das Protoplasma ausgeschlossen hat, gelang es Demoor, durch geeignete Einwirkung verschiedener Agentien, wie Chloroform, Wasserstoff, Kälte etc., das Leben des Protoplasmas zum Stillstand zu bringen, während der Kern noch tätig blieb, mit anderen Worten also die Tätigkeit des Protoplasmas auszuschlieſsen. Der Erfolg war der, daſs der Kern ziemlich lange ungestört am Leben blieb, ebenso wie in den vivisektorischen Teilungsversuchen das Protoplasma nach Ausschaltung des Kerns noch lange Zeit normale Lebenserscheinungen zeigt, ehe es zu Grunde geht. Die Lebenstätigkeit des Kerns äuſserte sich nun in Demoors Versuchen wie im normalen Zellenleben vorwiegend in den Erscheinungen der Kernteilung. Indem der Kern, wie im ungestörten Zellleben, fortfuhr, sich zu teilen und die bekannten komplizierten Teilungsfiguren zu bilden, entstanden alsbald zwei Zellkerne, die sich voneinander

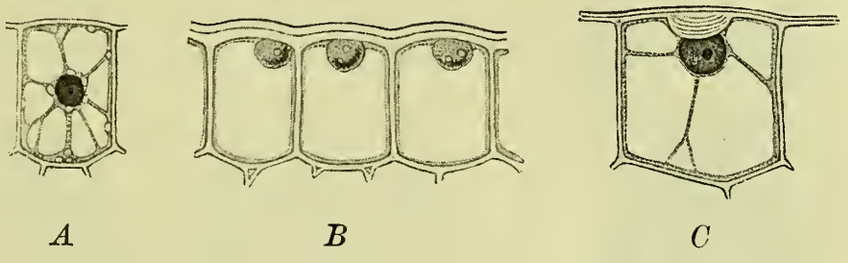


Fig. 259. *A* Epidermiszelle eines Laubblattes von Luzula maxima. Der Zellkern liegt in der Mitte der Zelle. *B* Epidermiszellen eines Blattes von Cypripedium insigne. Die obere Zellwand verdickt sich. Die Kerne liegen der oberen Zellwand an. *C* Epidermiszelle eines Blattes von Aloë verrucosa. An der oberen Zellwand bildet sich eine Wulst. Der Kern liegt diesem Wulste an. Nach Haberlandt.

trennten. Während sich aber im ungestörten Zellleben bei der Trennung beider Zellkerne im Protoplasma stets sofort eine neue Zellulosemembran bildet, welche die Teilung der ganzen Zelle in zwei Tochterzellen vollkommen macht, blieb in den Versuchen Demoors die Bildung einer Zellulosemembran stets unfehlbar aus, obwohl der Kern auch weiterhin noch seine normalen Lebenserscheinungen zeigte. Wenn also einerseits die Versuche von Klebs beweisen, daſs der Kern zur Bildung der Zellulose notwendig ist, so zeigen anderseits die Ver-

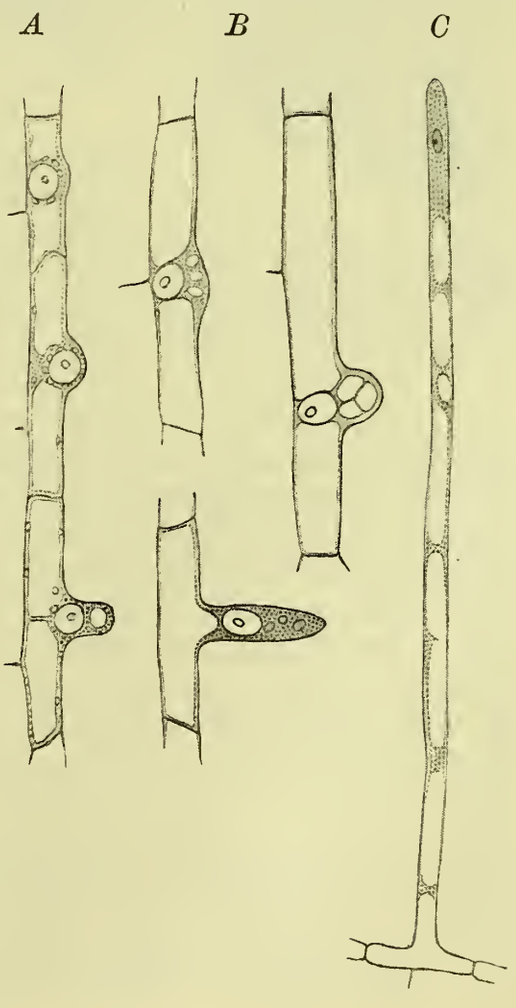


Fig. 260. *A* Zellenreihe aus der Wurzel von Pisum sativum. An der rechten Seite ist an drei Stellen die Bildung eines Wurzelhaares im Gange. Der Zellkern liegt diesen Stellen an. *B* Drei Zellen aus der Wurzel von Cucurbita pepo. An jeder Zelle beginnt sich ein Wurzelhaar zu bilden. Der Zellkern liegt der Stelle an, wo das Wurzelhaar sich ausstülpt. *C* Wurzelhaar von Cannabis sativa. Der Zellkern liegt in der Spitze des Haares, wo das Wachstum stattfindet. Nach Haberlandt.

suche von Demoor, dafs auch das Protoplasma an dieser Produktion beteiligt ist. Mit anderen Worten: Die Zellulose kann nur beim Zusammenwirken von Kern und Protoplasma entstehen.

Diesen Ergebnissen der Versuche steht eine ganze Reihe von morphologischen Beobachtungen an den verschiedenartigsten Zellen zur Seite, die sämtlich auf einen regen Stoffaustausch zwischen Kern und Protoplasma hinweisen. Von hohem Interesse sind die von Haberlandt [1]) an Pflanzenzellen und von Korschelt an tierischen Zellen nachgewiesenen Lagebeziehungen des Kerns zu gewissen von der Zelle erzeugten und aufgenommenen Stoffen. Die Untersuchungen von Haberlandt betreffen die Wachstumserscheinungen der Zellmembran. An einem umfangreichen Material hat Haberlandt festgestellt, dafs in den Fällen, wo es sich um lokale Wachstumserscheinungen der Zellwand bei ihrer endgültigen Ausgestaltung handelt, wie etwa bei den Verdickungen an der Aufsenseite der Epidermiszellen oder bei der Bildung der Leisten an den Spaltöffnungszellen oder wie bei der Anlage der durch Spitzenwachstum entstehenden Wurzelhaare der Keimwurzeln, oder auch wo Regenerationen der künstlich verletzten Zellwand eintreten, kurz, dafs in allen Fällen, wo eine besondere Entwicklung des Zellwandmaterials stattfindet, der Kern sich immer der Stelle anlagert, an welcher diese Wachstumsvorgänge lokalisiert sind (Fig. 259 u. 260). Vor Beginn und ebenso nach Ablauf dieser mannigfaltigen Wachstumserscheinungen dagegen nimmt der Kern keine bestimmte Lage in der Zelle ein (Fig. 259 *A*).

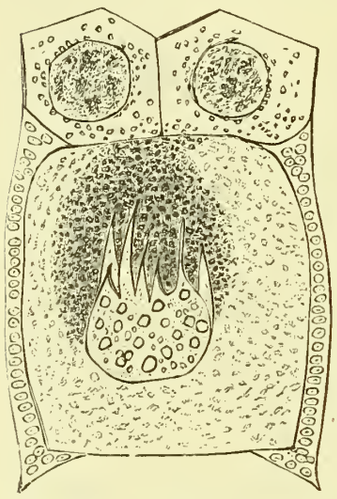


Fig. 261. Eizelle von Dytiscus marginalis, darüber zwei Nährzellen. Aus den Nährzellen tritt Nährmaterial in die Eizelle hinein, und der Kern der Eizelle sendet spitze Pseudopodien nach diesem Material aus. Nach Korschelt.

Den umfassenden Beobachtungen von Haberlandt stehen auf zoologischem Gebiet die ausgezeichneten Untersuchungen von Korschelt [2]) zur Seite. Korschelt hat hauptsächlich Eizellen und sezernierende Zellen von Insekten studiert. In den Eiröhren der Ovarien von Dytiscus marginalis, einem grofsen Wasserkäfer, liegen die einzelnen Eizellen, je zwei durch ein sogenanntes Nährfach voneinander getrennt, perlschnurartig hintereinander. Das Nährfach besteht aus Zellen, welche Nährmaterial für die Eizelle produzieren und an diese abgeben. Das Verhalten und die Lage des Kerns der Eizelle zu diesem Nährmaterial ist nun sehr charakteristisch (Fig. 261). Von dem Nährfach zieht eine Körnermasse, das Nährmaterial, in die Eizelle hinein, und zwar lagert es sich hier derartig, dafs es direkt mit dem Kern in engste Berührung kommt. Das Interessanteste aber, was die Aktivität des Kerns dem Nährmaterial gegenüber ganz augenfällig macht, ist, dafs der Kern in die Körnermasse hinein und zwar nur nach der Seite

---

[1]) Haberlandt: „Über die Beziehungen zwischen Funktion und Lage des Zellkerns bei den Pflanzen.“ Jena 1887. — Derselbe: „Über Einkapselung des Protoplasmas mit Rücksicht auf die Funktion des Zellkerns.“ In Sitzungsber. d. Kais. Akad. d. Wiss. in Wien Bd. XCVIII, Abt. I, 1889.

[2]) Korschelt: „Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Zellkerns.“ In Zool. Jahrb. von Spengel Bd. IV, 1889.

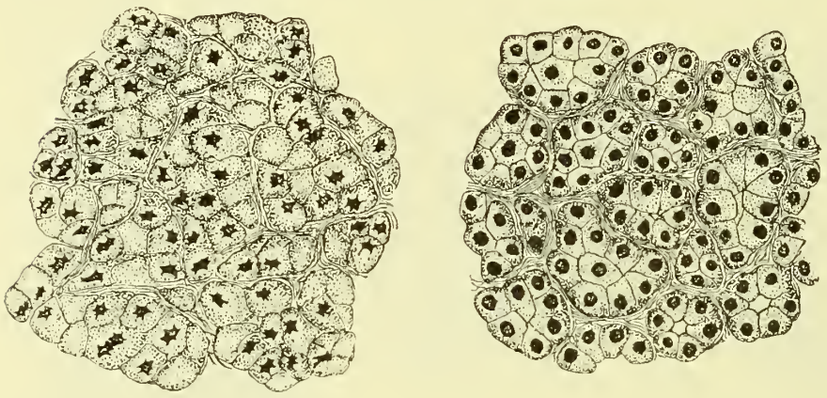
hin, wo dieselbe ihn berührt, spitze pseudopodienartige Ausläufer entsendet und so seine Oberfläche an der Berührungsstelle mit dem Nährmaterial in ausgiebigster Weise vergrößert. Umgibt ihn das Nährmaterial an seiner ganzen Oberfläche, so zeigt auch die ganze Oberfläche pseudopodienartige Ausläufer. Ein ähnliches Verhalten, besonders was die Lagerung des Kerns betrifft, schildert Korschelt von einer ganzen Reihe von Arthropoden- und Coelenteraten-Eizellen. Ein Gegenstück zu diesen Erscheinungen der Stoffaufnahme von seiten des Kerns bildet das interessante Verhalten der Kerne in sezernierenden Zellen gegenüber den sezernierten Stoffen. Hier finden sich gegenüber den produzierten Stoffen ganz analoge Beziehungen wie in den Eizellen gegenüber den aufgenommenen Stoffen. An den Eiern einiger Wasserwanzen, Nepa und Ranatra, befinden sich eigentümliche chitinöse Anhänge, die sogenannten „Eistrahlen“, die von eigens dazu differenzierten Zellen gebildet werden. Diese Zellen, von denen je zwei sich zu einer von Korschelt als „Doppelzelle“ bezeichneten einheitlichen Zelle mit zwei Kernen vereinigen, nehmen eine beträchtliche Größe an und scheiden innerhalb ihres Körpers selbst die Chitinmasse aus.

Fig. 262. Gestalt des Zellkerns in sezernierenden Zellen. *I* Doppelzellen mit je zwei Kernen aus den Eifollikeln von Nepa cinerea. Zwischen beiden Kernen wird Chitinmasse zur Bildung eines Eistrahls ausgeschieden, und die beiden Kerne haben nach dieser Seite hin Pseudopodien ausgestreckt, so daß die ausgeschiedene (körnige) Chitinmasse ringsherum von Kernpseudopodien eingeschlossen ist. *II* Sezernierende Zellen aus den Spinndrüsen von Raupen. Nach Korschelt.

Dabei ist das Verhalten der beiden Kerne sehr charakteristisch (Fig. 262 *I*). Sie entsenden nämlich nach der Mitte, wo die Chitinausscheidung stattfindet, zahlreiche, häufig verzweigte, pseudopodienartige Fortsätze, welche eine sehr bedeutende Oberflächenvergrößerung bewirken, während die ganze übrige Oberfläche der Kerne glatt bleibt. Derartige Oberflächenvergrößerungen der Kerne sind bei den sezernierenden Zellen der Insekten überhaupt weit verbreitet (Fig. 262 *II*) und weisen darauf hin, daß der Stoffaustausch zwischen Protoplasma und Kern bei der Sekretion ein sehr reger sein muß. Dem entspricht auch die von Heidenhain[1]) beobachtete Tatsache, daß sich die Kerne der Speicheldrüsenzellen im Zustande der Ruhe und im Zustande angestrengter Sekretion wesentlich verschieden verhalten, indem nämlich in der Ruhe der Kern zackige Ausläufer in das umgebende Proto-

[1]) Heidenhain: „Physiologie der Absonderungsvorgänge.“ In Hermanns Handb. d. Physiol. Bd. 5, 1883.

plasma entsendet, während er nach anhaltender Reizung eine runde Gestalt mit glatter Oberfläche besitzt. Ferner hat Baum [1]) gefunden, dafs die Kerne ruhender Drüsenzellen sich mit Kernfärbemitteln viel dunkler färben als die Kerne solcher Drüsenzellen, die stark sezerniert haben, ein Zeichen, dafs das chromatische Nukleïn bei der Sekretion zersetzt sein mufs. Auch Lily Huie [2]) hat neuerdings sehr tiefgehende Veränderungen des Zellkerns im Zustande gesteigerter Tätigkeit der Zelle gefunden, und zwar bei den sezernierenden Zellen der insektenfressenden Sumpfpflanze Drosera, wenn dieselbe mit Eiereiweifs gefüttert wurde. An dem koloniebildenden Infusor Carchesium hat Mifs Greenwood [3]) ebenfalls Veränderungen des Kerns beobachtet, die parallel mit der Ernährung der Zelle sich entwickeln. Die Ermüdungserscheinungen, die Hodge, Lugaro, Mann und andere an Ganglienzellen bei angestrengter Tätigkeit festgestellt haben, und die wir bereits früher [4]) kennen lernten, gehören in dieselbe Gruppe von Tatsachen, und das Gleiche gilt von der Beobachtung O. Hertwigs [5]), dafs in dotterreichen Eizellen der Kern sich immer nach der



I *II*

Fig. 263. Speicheldrüsenzellen. *I* In der Ruhe. Die Zellkerne haben sternförmige Gestalt. *II* Nach Reizung der Drüse. Die Kerne sind rund. Nach Heidenhain.

Stelle der gröfsten Protoplasmaansammlung hin bewegt. Schliefslich kann bei den verschiedenartigsten Zellformen während des Zelllebens vielfach ein bemerkenswerter Wechsel in der Gröfse des Kerns beobachtet werden [6]), der nur dadurch zu stande kommen kann, dafs der Kern Stoffe aus dem Protoplasma aufnimmt und an dasselbe abgibt.

In der überwiegenden Mehrzahl der Fälle wird wegen der Existenz einer Kernmembran nur der Austausch flüssiger Stoffe zwischen Kern und Protoplasma möglich sein. In manchen Fällen aber, wo durch das Fehlen oder Verschwinden der Kernmembran die Möglichkeit eines Austausches von geformten Massen gegeben ist, haben eine ganze

---

[1]) H. Baum: „Die morphologisch-histologischen Veränderungen in den ruhenden und tätigen Leberzellen.“ In Deutsche Zeitschr. f. Tiermedizin u. vergl. Pathologie Bd. 12, 1886.

[2]) Lily Huie: „Changes in the Cell-organs of Drosera rotundifolia, produced by Feeding with Egg-albumen.“ In Quarterly Journ. of microsc. science Vol. 39, N. S.

[3]) Greenwood: „On structural change in the resting nucleï of Protozoa. Part I. The macronucleus of Carchesium polypinum.“ In Journ. of Physiol. Vol. 20, 1896.

[4]) Vergl. pag. 498.

[5]) O. Hertwig: „Welchen Einfluſs übt die Schwerkraft auf die Teilung der Zelle?“ Jena 1884.

[6]) F. Schwarz: „Beitrag zur Entwicklungsgeschichte des pflanzlichen Zellkerns nach der Teilung.“ In Beitr. z. Biol. d. Pflanzen von Ferd. Cohn. Breslau 1884.

Reihe von Beobachtern, wie Frommann, Auerbach, Leydig, Brass, Stuhlmann u. a., auch direkt eine Aufnahme oder Abgabe von Körnchen und Schollen seitens des Kerns beobachtet. Ja in gewissen Stadien des Entwicklungskreises mancher Zellen kommt regelmäfsig ein Zerfall des Kerns in viele kleine Partikel vor, die vom Protoplasma resorbiert werden. So erinnern wir uns z. B. an das von R. Hertwig[1]) beobachtete Verhalten der Kerne bei der Konjugation der Wimper-Infusorien[2]), wo die ansehnlichen Massen der Makronucleï im Protoplasma zu lauter einzelnen Partikeln zerfallen und vollständig resorbiert werden, während die Mikronucleï durch Stoffaufnahme bedeutend wachsen, ihre Substanz differenzieren, sich teilen und einerseits neue Mikronucleï, anderseits neue Makronucleï hervorbringen, die ganz bedeutende Gröfsenzunahme im Protoplasma erfahren.

Es ist nicht nötig, die Aufzählung von Tatsachen noch weiter auszudehnen. Aus den angeführten Versuchen und Beobachtungen geht zur Genüge hervor, dafs zwischen Protoplasma und Kern ein wechselseitiger Austausch von Stoffen besteht, ohne den keiner von beiden Zellteilen auf die Dauer existieren kann. Mit anderen Worten: Kern und Protoplasma sind beide am Stoffwechsel der ganzen Zelle beteiligt und für sein Bestehen unentbehrlich.

B. Ableitung der elementaren Lebenserscheinungen aus dem Stoffwechsel der Zelle.

1. Die Stoffwechsel-Mechanik der Zelle.

a. Stoffwechselschema der Zelle.

Durch die Einfügung des Kerns und Protoplasmas in den Stoffwechselkreislauf nimmt der Mechanismus des Stoffwechsels in der Zelle eine grofse Komplikation an. Wenn wir uns auch bei unserer mangelnden Kenntnis der speziellen chemischen Prozesse in der lebendigen Substanz zur Zeit noch keine Vorstellung davon machen können, wie der Stoffwechsel des Biogens sich im Schema der Zelle mit differenziertem Kern und Protoplasma gestaltet, wie die einzelnen Glieder dieses Stoffwechsels auf beide Zellteile verteilt sind, ob das Biogen, was die gröfsere Wahrscheinlichkeit hat, allein im Protoplasma als auch im Zellkern lokalisiert ist, ja ob wir nicht sogar eine gröfsere Zahl von verschiedenartigen Biogenen im Protoplasma und im Kern annehmen müssen, deren Stoffwechsel eng miteinander verflochten ist, wenn wir auch die Lösung aller dieser Fragen einer späteren Zukunft überlassen müssen, so können wir uns doch auf Grund der bisherigen Erfahrungen wenigstens ein Bild von der grofsen Komplikation des Stoffwechselgetriebes machen, indem wir uns die Beziehungen zwischen dem umgebenden Medium und der Zelle mit ihrem Protoplasma und Kern in einem Schema veranschaulichen. In diesem Schema müssen die Wechselbeziehungen zwischen den drei Faktoren: dem äufseren Medium, dem Protoplasma und dem Kern, verzeichnet sein.

Zu diesem Zweck ist es nötig, noch einige neue Tatsachen

---

[1]) R. Hertwig: „Über die Konjugation der Infusorien.“ In Abhandl. d. kgl. bayr. Akad. München 1888.

[2]) Vergl. pag. 217.

kennen zu lernen. Wenn sich aus den Ausfallserscheinungen, die wir an kernlosen Protoplasmamassen einerseits und an kernhaltigen Zellen mit ausgeschaltetem Protoplasma anderseits feststellen konnten, bezüglich vieler Stoffwechselvorgänge eine weitgehende Abhängigkeit des Kerns und des Protoplasmas voneinander ergibt, so geht für manche andere Erscheinungen aus einigen Versuchen eine gewisse Unabhängigkeit beider Zellbestandteile voneinander hervor. Es gibt nämlich gewisse Vorgänge, die auch nach Entfernung des Kerns am Protoplasma noch lange Zeit bestehen bleiben. Allein wir haben unter diesen Vorgängen zwei Gruppen voneinander zu unterscheiden. Die einen nämlich dauern nur deshalb noch eine Zeitlang fort, weil auch nach dem Herausnehmen des Kerns aus dem Protoplasma immer noch gewisse Mengen vom Kern abgegebener Stoffe, die wir kurz als Kernstoffe

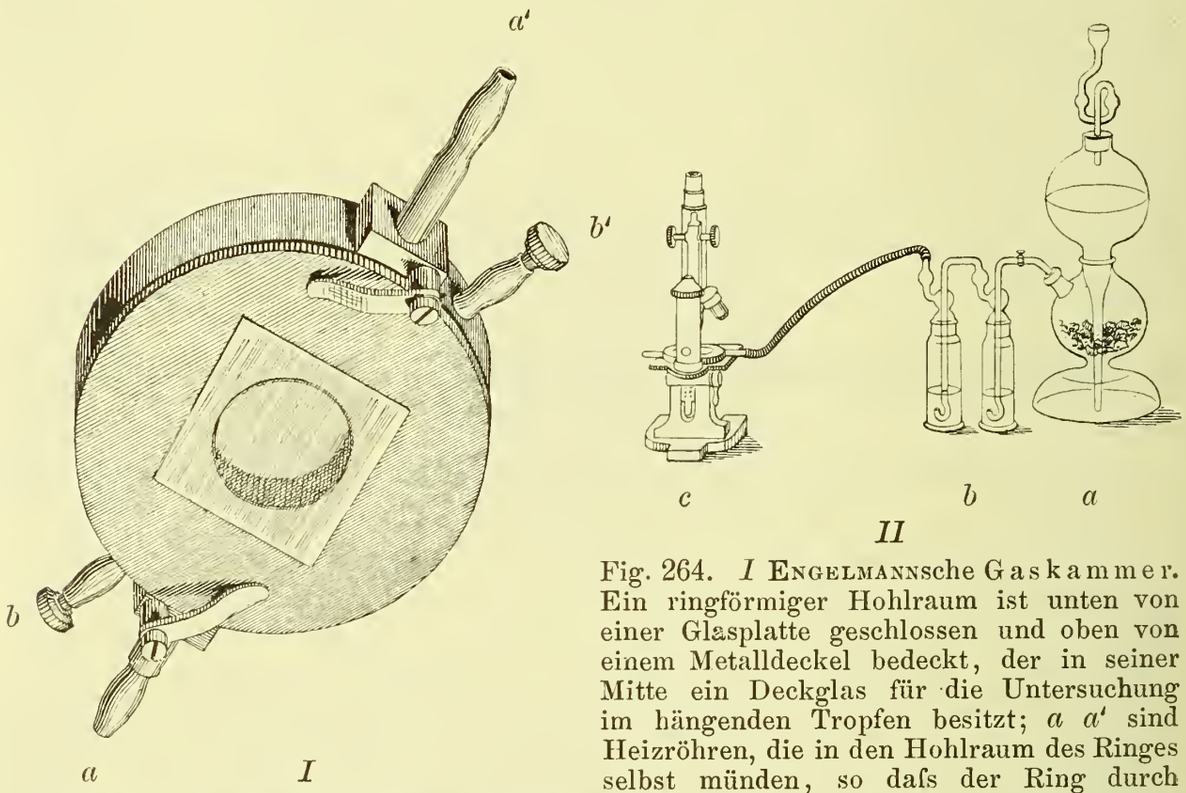


Fig. 264. *I* Engelmannsche Gaskammer. Ein ringförmiger Hohlraum ist unten von einer Glasplatte geschlossen und oben von einem Metalldeckel bedeckt, der in seiner Mitte ein Deckglas für die Untersuchung im hängenden Tropfen besitzt; *a a'* sind Heizröhren, die in den Hohlraum des Ringes selbst münden, so dafs der Ring durch durchströmendes warmes Wasser geheizt werden kann; *b b'* sind Röhren, die in die glasbedeckte Kammer selbst einmünden und zum Hindurchleiten des Gases dienen, so dafs der am Deckglas hängende Tropfen mit seinem lebendigen Inhalt in der Kammer vom Gase umspült wird. *II* Versuchsanordnung zur Untersuchung in reinem Wasserstoff. *a* Kippscher Apparat zur Wasserstoffentwicklung, *b* zwei Waschflaschen zur Reinigung des Wasserstoffs, *c* Mikroskop, unter dem sich die Gaskammer mit hängendem Tropfen befindet.

bezeichnen wollen, im Protoplasma vorhanden sind; denn da ja der Kern fortwährend Stoffe an das Protoplasma abgibt, so finden sich im Protoplasma selbst stets noch gewisse Mengen dieser Stoffe vor, die mit der Herausnahme des Kerns nicht entfernt werden können. Auf Kosten dieser noch aus der Zeit vor der Entkernung im Protoplasma vorhandenen Stoffe können also gewisse Vorgänge, zu deren Zustandekommen die Kernstoffe durchaus notwendig sind, noch eine Zeitlang fortbestehen. Erst mit dem Verbrauch dieser Stoffe hören dann auch die betreffenden Vorgänge auf. Etwas anders aber verhält es sich mit der anderen Gruppe von Stoffwechselvorgängen, die auch nach der Entfernung des Kerns im Protoplasma bestehen bleiben. Sie

sind nicht unmittelbar von der Anwesenheit der Kernstoffe abhängig, d. h. die vom Kern an das Protoplasma abgegebenen Stoffe sind nicht unmittelbar zu ihrem Zustandekommen erforderlich. Dafs solche Vorgänge existieren, zeigen uns die von Klebs[1]) an plasmolysierten Zellen von Spirogyra gefundenen Erscheinungen, welche Gerassimoff[2]) neuerdings in vollem Umfange bestätigt hat. Wenn Klebs die Zellen eines Spirogyrafadens durch Plasmolyse in einer 16%igen Rohrzuckerlösung zum Zerfall in einzelne Protoplasmaklumpen brachte, so entstanden häufig Protoplasmastücke, die keinen Kern, aber noch Fetzen von dem Chlorophyllband der Zelle besafsen. Gerassimoff[3]) hat kürzlich auch durch Anwendung von Narkoticis auf Spirogyrazellen, die in Teilung begriffen waren, vollständig kernfreie Zellen erhalten. Solche kernlose Protoplasmamassen lebten in den Versuchen von Klebs unter günstigen Verhältnissen noch wochenlang weiter. Wie wir bereits früher sahen, hatten sie im Gegensatz zu den kernhaltigen Protoplasmamassen die Fähigkeit, eine neue Zellulose-Membran zu bilden, verloren. Dagegen blieben bei ihnen, wie Klebs fand, andere Lebenserscheinungen noch unverändert erhalten. Die kernlosen Protoplasmamassen verbrauchten nämlich, wenn sie im Dunkeln gehalten wurden, die in ihnen enthaltene Stärke vollständig und bildeten, falls sie noch ein Stück Chlorophyll besafsen, im Licht von neuem Stärke. Das heifst mit anderen Worten: die Synthese der Stärke aus Kohlensäure und Wasser, sowie der weitere Verbrauch der Stärke ist bis zu einem gewissen Grade unabhängig vom Einflufs des Kerns. „Bis zu einem gewissen Grade", denn wenn die anderen durch die Entfernung des Kerns bedingten Ausfallserscheinungen einen bestimmten Umfang erreicht haben, werden selbstverständlich auch die stärkebildenden Chlorophyllkörper in Mitleidenschaft gezogen werden; sie werden selbst Veränderungen erfahren, keine Stärke mehr bilden und schliefslich zu Grunde gehen. Aber das tritt in dem vorliegenden Falle erst verhältnismäfsig spät, häufig erst nach mehreren Wochen ein. Insofern also mit der Störung des ganzen Stoffwechsels durch Entfernung des Kerns auch der Stoffwechsel der Chlorophyllkörper gestört wird, ist die Stärkebildung auch in gewisser Weise, aber nur mittelbar, vom Kern abhängig.

Ebenso wie in der Pflanzenzelle kernlose Protoplasmamassen, falls sie nur noch ein Stück Chlorophyllkörper haben, Kohlensäure spalten und Stärke synthetisch erzeugen, ebenso vermag auch das kernlose Protoplasma noch lange Zeit zu atmen. Den Beweis dafür, dafs die Atmung an kernlosen Protoplasmastücken noch in demselben Mafse fortdauert, wie an kernhaltigen Stücken oder ganzen Zellen, liefert uns folgender Versuch[4]). Wir bringen in den hängenden Tropfen einer Engelmannschen Gaskammer[5]) eine Anzahl von kernhaltigen und kernlosen Teilstücken von Infusorien zusammen mit unverletzten

---

[1]) G. Klebs: „Über den Einflufs des Kerns in der Zelle." In Biolog. Zentralbl. Nr. 7, 1887.

[2]) Gerassimoff: „Über die kernlosen Zellen bei einigen Konjugaten." In Bullet. de la Société Impériale des Naturalistes de Moscou 1892.

[3]) Gerassimoff: „Über ein Verfahren, kernlose Zellen zu erhalten. In Bullet. de la Société Impériale des Naturalistes de Moscou 1897.

[4]) Verworn: „Die physiologische Bedeutung des Zellkerns." In Pflügers Arch. Bd. 51, 1891.

[5]) Vergl. pag. 303 u. Fig. 264.

Individuen und lassen von einem Kippschen Apparat her (Fig. 264 *II*) einen Strom reingewaschenen Wasserstoffs durch die Gaskammer streichen, der die in der Kammer befindliche Luft in kurzer Zeit verdrängt. Dann sehen wir, dafs in der Regel schon nach 5—10 Minuten die kernlosen Teilstücke sowohl wie die kernhaltigen als auch die unverletzten Infusorien anfangen, körnig zu zerfallen. Wird dann sehr schnell der Wasserstoff abgestellt und frische Luft statt dessen eingelassen, so gelingt es häufig, den vollständigen Zerfall noch zu verhüten, der sonst unfehlbar nach kurzer Zeit eintritt. Daraus geht hervor, dafs auch in den kernlosen Protoplasmamassen noch ebenso Oxydationsprozesse stattfinden, wie in den kernhaltigen und in der unverletzten Zelle. Auch die Atmung ist also in gewissem Mafse unabhängig vom Einflufs des Kerns. Das wird durch die Versuche von Demoor[1]) vollkommen bestätigt, der Zellen von Spirogyra in reinen Wasserstoff setzte und fand, dafs das Protoplasma bald vollständig alle Lebenserscheinungen einstellte, während der Kern keine Störungen zeigte und ruhig fortfuhr, sich zu teilen. Auch Prowazek[2]) hat kürzlich durch Versuche mit Neutralrot an verschiedenen Infusorien und Seeigeleiern gezeigt, das auch in kernlosen Protoplasmamassen noch Oxydationsprozesse stattfinden, dafs also der Kern nicht zum Zustandekommen derselben erforderlich ist. Es scheint demnach, als ob die Atmung ausschliefslich im Protoplasma lokalisiert wäre,

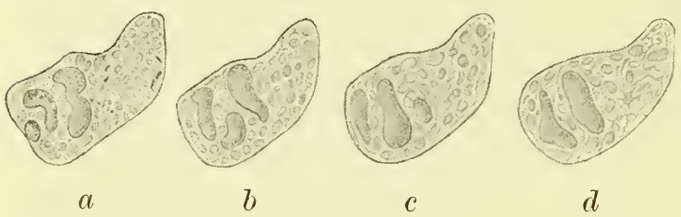


Fig. 265. Leukocyt vom Frosch in einem Grade der Chloroformnarkose, wo das Protoplasma vollständig gelähmt ist, während der Kern noch amöboïde Bewegungen macht. Vergl. *a*, *b*, *c* u. *d*. Nach Demoor.

als ob der Kern nicht an den Oxydationsprozessen direkt teilnähme. Die Annahme Loebs, der Kern sei das Oxydationsorgan der Zelle, schwebt jedenfalls vollständig in der Luft.

Nach den Erfahrungen an kernlosen Protoplasmamassen wäre es wünschenswert, auch an protoplasmaberaubten Kernen analoge Versuche darüber anzustellen, ob noch gewisse Stoffwechselvorgänge nach Ausschaltung des Protoplasmas längere Zeit ungestört fortdauern. Allein die Entscheidung dieser Frage stöfst auf grofse Schwierigkeiten aus dem einfachen Grunde, weil wir am Kern nur schwer ein äufserlich wahrnehmbares Kriterium für seinen Stoffwechsel auffinden können. Dennoch geht aus den Versuchen von Demoor[3]) deutlich hervor, dafs auch der Kern nach Ausschaltung des Protoplasmas noch längere Zeit Lebenserscheinungen zeigt. Demoor narkotisierte Zellen von Spirogyra mit Chloroform, so dafs das Protoplasma vollständig gelähmt war, und fand, dafs der Kern trotzdem ungestört seine komplizierten Teilungsstadien durchlief und die charakteristischen Veränderungen zeigte, die er in der unversehrten Zelle bei der Zellteilung bemerken läfst. In den Leukocyten des Frosches besitzt der Kern amöboïde

[1]) Vergl. pag. 549.

[2]) Prowazek: „Studien zur Biologie der Zelle.“ In Verworns Zeitschr. f. allgem. Physiologie Bd. II, 1903.

[3]) Jean Demoor: „Contribution à l'étude de la cellule.“ In Arch. de Biologie Tome 13. Liège 1894.

Beweglichkeit, und Demoor konnte durch Narkose mit Chloroform das Protoplasma lähmen, ohne dafs der Kern seine amöboïden Bewegungen einstellte (Fig. 265). Diese Erfahrungen lassen erkennen, dafs auch einzelne Vorgänge im Kern in gewissem Mafse unabhängig vom Einflufs des Protoplasmas stattfinden. Freilich läfst sich vorläufig nicht entscheiden, ob diese Vorgänge nur deshalb noch fortbestehen, weil auch nach der Ausschaltung des Protoplasmas immer noch Protoplasmastoffe im Kern enthalten sind, die erst verbraucht werden müssen, ehe die betreffenden Vorgänge aufhören, oder ob diese Vorgänge in der Tat nicht unmittelbar von den Stoffen des Protoplasmas abhängig sind. Vermutlich werden auch hier beide Fälle verwirklicht sein, denn auch die letztere Möglichkeit hat sehr viel Wahrscheinlichkeit für sich, wenn wir daran denken, dafs der Kern jedenfalls auch direkte Stoffwechselbeziehungen zu dem äufseren Medium besitzt, die ohne Vermittlung des Protoplasmas verlaufen. Ohne Zweifel gibt es Stoffe, die vom äufseren Medium durch das Protoplasma hindurch unverändert in den Kern gelangen, um hier für den Stoffwechsel benutzt zu werden. Sicher ist dies von einer bestimmten Wassermenge der Fall, die ja unbedingt zu jedem Lebensprozefs notwendig ist. Das Wasser kann auch beständig durch die Zellmembran in das Protoplasma und durch die Kernmembran in den Kern hinein diffundieren. Mit dem Wasser aber werden möglicherweise auch manche Stoffe, die in ihm gelöst, von aufsen in den Kern hinein gelangen, um hier zu chemischen Umsetzungen verbraucht zu werden.

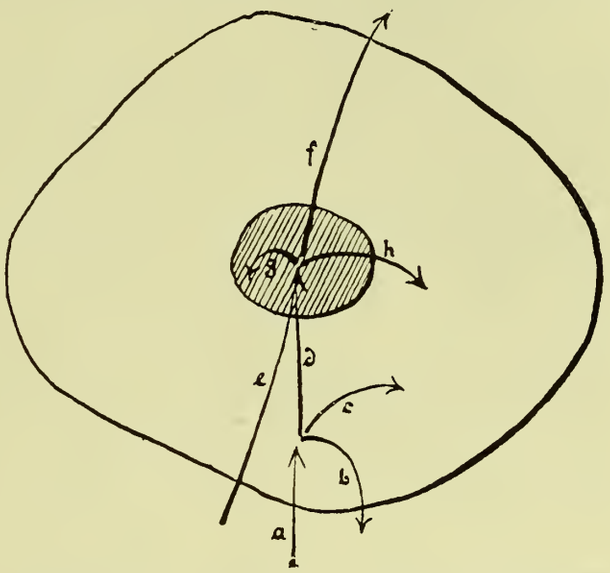


Fig. 266. Schema des Stoffwechsels der Zelle. Die Pfeile geben die Richtung der Stoffwanderung an.

Schliefslich ist anzunehmen, dafs nicht alle Stoffe, die der Kern nach aufsen abgibt, vom Protoplasma zu Umsetzungen benutzt werden, sondern dafs auch einige als unbrauchbar das Protoplasma passieren und nach aufsen befördert werden.

Um eine anschauliche Vorstellung davon zu gewinnen, wie eng und fest der Kern in den Stoffwechsel der Zelle verwebt ist, und welche Komplikationen des Stoffwechsels in der Zelle durch die Einfügung des Kerns in seinen Kreislauf bedingt sind, ist es zweckmäfsig, die experimentell gewonnenen Tatsachen zu einem Schema zu vereinigen, wie es die vorstehende Fig. 266 zur Anschauung bringt[1]). Das Schema stellt eine Zelle mit Kern vor, in der jeder Pfeil eine Summe von Stoffen auf ihrem Wege im Stoffkreislauf bezeichnet.

Die Zelle nimmt gewisse Stoffe von aufsen auf, von denen ein Teil (*a*) bereits im Protoplasma beim Zusammentreffen mit den im Protoplasma vorhandenen Stoffen Spaltungen und Synthesen erfährt. Von den aus diesen Umsetzungen hervorgehenden Stoffen wird ein Teil (*b*) als unbrauchbar alsbald wieder ausgeschieden; ein anderer

[1]) Verworn: „Psycho-physiologische Protistenstudien.“ Jena 1889.

Teil (*c*) bleibt im Protoplasma und wird hier weiter verwendet; ein dritter Teil (*d*) wird dagegen dem Kern zugeführt. Der Kern erhält aufserdem noch einen Teil der von aufsen aufgenommenen und unverändert durch das Protoplasma gegangenen Stoffe (*e*). Die in den Kern eintretenden Stoffe (*d* + *e*) erfahren ihrerseits wieder im Kern gewisse Umsetzungen, aus denen wieder Stoffe resultieren, die zum Teil nach aufsen abgegeben werden, ohne vom Protoplasma verändert zu sein (*f*), zum Teil in das Protoplasma gelangen, um hier weitere Verwendung zu finden (*h*), und zum Teil im Kern selbst bleiben (*g*).

Wenn wir uns nun klar machen, dafs jeder Pfeil eine ganze Summe von Stoffen repräsentiert, dafs die vom Kern an das Protoplasma abgetretenen Stoffe mit den von aufsen eintretenden auch wieder Umsetzungen eingeben, dafs endlich die aus diesen Umsetzungen hervorgehenden Stoffe zum Teil wieder dem Kern zugeführt werden, so erhalten wir ungefähr einen Begriff, wie eng die Stoffwechselverkettung des Kerns mit dem Protoplasma ist.

Ferner müssen wir uns erinnern, dafs bei allen unseren Betrachtungen Kern und Protoplasma eine grofse Summe von verschiedenen, in vielen Fällen sogar morphologisch differenten Körpern vorstellt, dafs in dem Begriff „Kern“ auch alle als Nebenkerne, Mikronucleï etc. bezeichneten Gebilde zusammengefafst sind, dafs unter „Protoplasma“ die ganze Summe von verschiedenen Differenzierungsprodukten, auch Chlorophyllkörper etc., verstanden ist. Erst wenn wir berücksichtigen, dafs alle die differenten Körper der Kernsubstanz und ebenso die Körnchen, Chlorophyllkörper etc. des Protoplasmas wenigstens zeitweilig selbst am Stoffwechsel beteiligt sind, dafs jeder ein Glied des gesamten Stoffwechsels bildet, erst dann gewinnen wir eine annähernde Vorstellung von der Komplikation des Stoffwechsels in der Zelle und von den unendlich vielseitigen Beziehungen, mit denen Kern und Protoplasma untereinander verknüpft sind.

Aus diesen engen Stoffwechselverknüpfungen ergibt sich eine weitgehende Korrelation zwischen den einzelnen Elementen der Zelle, speziell zwischen dem Kern und dem Protoplasma. Das eine ist durch das andere bedingt. Eines ist auf die Stoffe, die das andere produziert, angewiesen. So erklären sich die tiefgreifenden Veränderungen, welche das Leben der Zelle erfährt, wenn sich einzelne Glieder der grofsen Stoffwechselkette, sei es spontan im Laufe der Entwicklung, sei es infolge der Einwirkung von äufseren Reizen, verändern. Jede Veränderung eines Gliedes im Biotonus hat auch eine Veränderung vieler anderer Glieder zur Folge, und fällt ein Glied aus irgend welchem Grunde gänzlich fort, so ist die Stoffwechselkette durchbrochen, und es beginnt die Nekrobiose, die schliefslich mit dem Tode endigt.

* * *

b. Mechanik der Aufnahme und Abgabe von Stoffen.

Nachdem wir hiermit ein allgemeines Bild von den vielverschlungenen Wegen des Stoffwechsels in der Zelle gewonnen haben, bleibt uns noch die Frage übrig, wie dieses Getriebe mechanisch unterhalten wird. Da es sich bei den Stoffwechselbeziehungen zwischen dem Kern und dem Protoplasma ebenso wie zwischen der ganzen Zelle und dem Medium um die Aufnahme und Abgabe von Stoffen handelt, so läfst sich die Frage auch einfach in dem Problem zu-

sammenfassen, wie die Aufnahme und Abgabe von Stoffen seitens der Zelle mechanisch zu stande kommt.

Es ist zweckmäfsig, dabei die Zellen, welche nur gelöste Stoffe, und die Zellen, welche auch geformte Stoffe aufnehmen und abgeben, gesondert zu betrachten.

Man hat lange Zeit den Austausch von gelösten Stoffen zwischen Zelle und umgebendem Medium, und zwar sowohl die Resorption wie die Sekretion, für Erscheinungen gehalten, die sich ohne weiteres aus den Gesetzen der Filtration und Diffusion ergeben. Allein in neuerer Zeit ist man auf verschiedene Tatsachen aufmerksam geworden, die beweisen, dafs die Filtration in den meisten Fällen wohl überhaupt keine Rolle bei den Vorgängen der Resorption und Sekretion spielt, und dafs auch die Diffusion oder Osmose nicht allein ausreicht, um diese Erscheinungen zu erklären. Besonders durch die grundlegenden Untersuchungen Heidenhains[1]) wissen wir jetzt, dafs der Lebensvorgang in der Zelle selbst beim Austausch gelöster Stoffe zwischen Zelle und Medium die bedeutendste Rolle spielt, denn die Diffusion allein ist nicht im stande, die Triebkraft zu erklären, mit der z. B. das Sekret vieler Drüsenzellen ausgestofsen wird, oder die beträchtliche Energie, mit der z. B. gewisse Nahrungsstoffe von seiten der Darmepithelzellen hereingerissen werden. Wir müssen also zur Erklärung des Mechanismus der Resorption und Sekretion beide Momente im Auge behalten, die Diffusion und den Chemismus der Zelle.

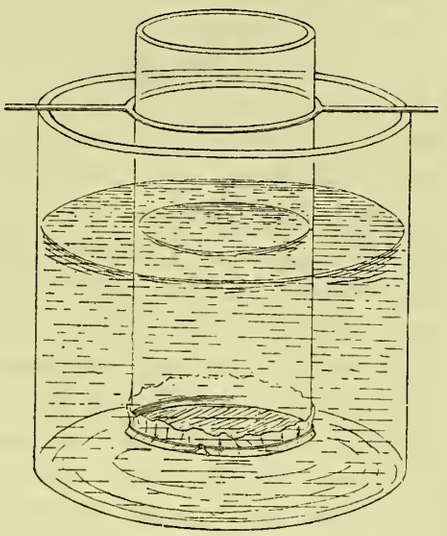


Fig. 267. Dialysator.

Unter Diffusion oder Osmose versteht man bekanntlich die Tatsache, dafs sich zwei verschiedene Gase oder Flüssigkeiten, welche miteinander mischbar sind, von selbst zu einem gleichartigen Gemenge mischen, wenn sie miteinander in Berührung gebracht werden. Man spricht in der Regel von Diffusion, wenn die Gase oder Flüssigkeiten unmittelbar sich berühren, von Osmose, wenn sie durch eine organische Membran voneinander getrennt sind. Wir haben diesen Vorgang bereits oben kennen gelernt. Erinnern wir uns wieder an den Versuch, der uns die Osmose veranschaulichte (pag. 110), und variieren wir denselben etwas, so können wir uns daran gleichzeitig die grofse Bedeutung klar machen, welche das zweite Moment, der Chemismus der Zelle, bei bestehender Diffusion oder Osmose besitzt. Haben wir in dem gröfseren Gefäfs eine diffusible Salzlösung, in dem Zylinder dagegen die Lösung eines Stoffes, der nicht durch die Membran diffundiert, so wird aus der Lösung des grofsen Gefäfses in die Flüssigkeit des Zylinders eine bestimmte Menge Salz hineindiffundieren, während vom Zylinder keine Substanz in das gröfsere Gefäfs übertreten kann. Stellen wir uns aber vor, dafs die Substanz im Zylinder chemische

[1]) Heidenhain: „Neue Versuche über die Aufsaugung im Dünndarm.“ In Pflügers Arch. Bd. 56, 1894.

Affinität zu dem Salz hat, so wird das in den Zylinder hineindiffundierende Salz sofort chemisch gebunden. Denken wir uns nun die so entstandene chemische Verbindung kontinuierlich entfernt und durch neue Lösung von der Art, wie sie im Zylinder war, ersetzt, so wird die Salzlösung im grofsen Gefäfs immer dünner und dünner werden, bis schliefslich alles Salz in den Zylinder hineindiffundiert, gebunden und entfernt ist, so dafs im grofsen Gefäfs sich nur noch reines Wasser befindet.

Dieser Fall ist realisiert bei der Aufnahme gasförmiger und gelöster Stoffe von seiten der lebendigen Substanz. Die lebendige Substanz ist mischbar mit den gasförmigen und gelösten Nahrungsstoffen, denn sie hat ja chemische Affinität zu ihnen. Die Zellmembran, wo überhaupt eine solche vorhanden ist, vertritt die Membran des Zylinders, der Zellinhalt den Inhalt des Zylinders, und die gasförmigen oder gelösten Stoffe vertreten die Stelle der Salzlösung des grofsen Gefäfses. Diese Stoffe müssen diffusibel sein, soll überhaupt eine Aufnahme stattfinden; dagegen kann die lebendige Substanz nicht durch die Zellmembran diffundieren, da ja die Eiweifskörper etc. zu den sogenannten „Kolloïdsubstanzen“ gehören. Es werden also die Nahrungsstoffe in die Zelle eintreten, die lebendige Substanz aber nicht austreten können. Da indessen die lebendige Substanz chemische Affinität zu den Nahrungsstoffen hat, mufs sie dieselben gleich nach ihrem Eintritt in die Zelle binden. Gleichzeitig zerfällt aber dauernd die lebendige Substanz, gibt Stoffe nach aufsen ab und bildet sich wieder neu; also werden die aufgenommenen Nahrungsstoffe immer wieder verbraucht, so dafs niemals ein dauernder Ausgleich zwischen innen und aufsen stattfinden kann, und immer wieder neue Massen hineindiffundieren müssen. In analoger Weise mufs die Abgabe von Stoffen erfolgen. Stellen wir uns also vor, eine von einer Membran umgebene Zelle läge in einem Medium, das Nährstoffe enthält, also etwa eine Bakterienzelle läge in einer Nährflüssigkeit, so müssen auf Grund der Osmose und des Chemismus der Zelle die Stoffe der Nährflüssigkeit, welche überhaupt mit dem Zellinhalt mischbar sind und nicht zu grofse Moleküle besitzen, durch die Zellwand hindurch in die Zellsubstanz und umgekehrt die Stoffe der Zellsubstanz, welche sich mit der Nährflüssigkeit mischen und die Zellwand passieren können, aus der Zelle in die Nährflüssigkeit treten, soweit sie nicht durch andere Kräfte auf der einen oder andern Seite festgehalten werden. Dieser Austausch müfste so lange dauern, bis ein Ausgleich der transportablen Stoffe zwischen Zellinhalt und Medium eingetreten wäre. Dann müfste der Stoffwechsel aufhören. Allein dieser Zustand tritt in der lebendigen Zelle niemals ein, da wir in der lebendigen Substanz Verbindungen haben, die fortwährend zerfallen und sich von neuem aufbauen. Es kann zwischen der lebendigen Zelle und dem Medium niemals zu einem Ausgleich der transportablen Stoffe kommen, weil einerseits die Stoffe, welche die Zelle vom Medium aufgenommen hat, immer gleich wieder verbraucht und in andere Verbindungen umgesetzt werden, und weil anderseits die Stoffe, welche die Zelle an das Medium abgegeben hat, immer wieder in neuen Mengen gebildet werden. Es mufs daher der Austausch zwischen Zelle und Medium so lange fortdauern, wie die Zelle einerseits noch in genügender Menge Nährstoffe aus dem Medium aufnehmen und anderseits in genügendem Mafse Exkretstoffe an das Medium abgeben kann. Ist daher die Menge und Beschaffenheit

des Mediums eine bestimmt gegebene, die nicht von aufsen her verändert wird, so mufs die Zelle nach einiger Zeit zu Grunde gehen, und zwar in dem Moment, wo entweder die Menge der darin enthaltenen Nährstoffe verbraucht ist, oder wo das Medium schon so mit Exkretstoffen gesättigt ist, dafs die Abgabe derselben von seiten der Zelle vermindert oder aufgehoben ist. Beide Fälle sind sehr leicht in Bakterienkulturen experimentell zu erzeugen. Die Bakterien sterben entweder an Nahrungsmangel oder an der Anhäufung ihrer eigenen Stoffwechselprodukte, weil der osmotische Stoffaustausch zwischen Bakterienzelle und Nährflüssigkeit durch allmählichen Ausgleich der Stoffe zwischen Zelle und Medium schliefslich aufhört.

In manchen Fällen wird aber der Mechanismus des Stoffaustausches zwischen Zelle und Medium noch etwas komplizierter. Wenn nämlich die Nährstoffe im umgebenden Medium nicht in diffusibler Form vorhanden sind, d. h. wenn sie entweder geformt sind oder so grofse Moleküle haben, dafs sie die Poren der Zellwand nicht passieren können, dann müssen sie erst löslich und diffusibel gemacht werden, ehe sie die geschlossene Zelloberfläche passieren können. Das geschieht durch die Wirkung der Fermente, welche die Zelle produziert und in manchen Fällen nach aufsen abgibt. In Berührung mit diesen Fermenten werden z. B. die polymeren Moleküle des Eiweifses, des Leims, der Stärke etc., sowie die geformten Massen dieser Stoffe gespalten und in Lösung gebracht und können nunmehr durch die Zellwand ins Innere der Zelle hineindiffundieren. Gerade bei Bakterienzellen kann man auch diesen Vorgang sehr gut verfolgen. Bringen wir z. B. eine Bakterienzelle auf eine mit fester Nährgelatine bedeckte Glasplatte, so beginnt die Zelle allmählich die Gelatine in ihrer Umgebung zu verflüssigen, d. h. die festen Stoffe in Lösung zu bringen, und aus dem so entstehenden Flüssigkeitshofe, welcher die Bakterienzelle umgibt, können die gelösten Nährstoffe in die Zelle hineindiffundieren.

Bei membranlosen Zellen endlich mit nackter Protoplasmaoberfläche ist eine extrazellulare Verdauung nicht erforderlich, weil ja hier die Nahrungsstoffe, selbst wenn sie nicht diffusibel sind, ohne weiteres mit der Oberfläche des Protoplasmas in chemische Beziehung treten können.

Diese Überlegungen lassen es uns mechanisch im wesentlichen begreifen, wie sich die Resorption und Sekretion an der lebendigen Zelle fortwährend von selbst vollziehen kann. Auch die hohen Energiewerte, die sowohl die Resorption als die Sekretion erzielen kann, werden verständlich, wenn wir den Chemismus der lebendigen Zelle genügend berücksichtigen; denn bestehen in einer Zelle sehr starke chemische Affinitäten zu den Nahrungsstoffen, und findet ein sehr lebhafter Stoffumsatz statt, dann ist es sehr gut denkbar, dafs diese chemische Energie in der Resorption wie in der Sekretion zu ganz beträchtlichen Leistungen führen kann. Immerhin bleiben im speziellen Falle noch genug Rätsel übrig, deren Beantwortung aber an eine andere Stelle gehört.

Liegt dem Austausch gelöster Stoffe zwischen Zelle und Medium vermutlich in allen Fällen das gleiche Prinzip zu Grunde, so beruht dagegen die Mechanik des Austausches geformter Stoffe in den einzelnen Fällen auf sehr verschiedenartigen Grundlagen. Allen Fällen des Austausches geformter Stoffe ist nur gemeinsam, dafs dieser

Austausch lediglich durch Bewegungen der betreffenden Zelle vermittelt wird, aber das Zustandekommen dieser Bewegungen kann in den verschiedenen Fällen auf sehr verschiedene Weise durch die Einwirkung der Nahrung bedingt sein. Wir finden die Aufnahme und Abgabe geformter Stoffe nur wenig verbreitet, und zwar nur einerseits bei nackten Protoplasmamassen, wie Rhizopoden, Leukocyten etc., und anderseits bei Infusorien, soweit sie eine besondere Mundöffnung besitzen.

Bei vielen Infusorien, wie z. B. Stentor, Vorticella, also namentlich bei solchen, die eine festsitzende Lebensweise führen, scheint die Nahrungsaufnahme lediglich dem Zufall überlassen zu sein, der gelegentlich kleine, freischwimmende Nahrungspartikel, wie Algenzellen, Schwärmsporen, Bakterien etc., in den Bereich des charybdisähnlichen Strudels führt, welcher durch den Schlag der Peristomwimperreihe erzeugt wird. Dieser Strudel wird in seiner Richtung durch Veränderungen im Wimperschlag in ganz bestimmter Weise beeinflufst und zeitweilig so geregelt, dafs er direkt in die Mundöffnung des Zellkörpers leitet. Freischwimmende Infusorien und die meisten nackten Protoplasmamassen dagegen suchen die geformte Nahrung selbst auf. Dabei werden sie entweder durch chemische Reize, welche von den Nahrungsmassen durch Diffusion gewisser Stoffe ausgehen, aus der Ferne herbeigelockt, oder sie werden bei direkter Berührung mit den Nahrungsmassen durch mechanische Reizung zur Aufnahme veranlafst. Im ersteren Falle ist das Aufsuchen und die Aufnahme der Nahrung eine Form von positiver Chemotaxis, indem die Zelle sich nach der chemischen Reizquelle hin bewegt, und ihr Protoplasma in engste Beziehung zu den betreffenden Stoffen bringt, im letzteren Falle eine Form der positiven Thigmotaxis, indem die Zelle die Berührung mit dem betreffenden Nahrungskörper möglichst auszudehnen sucht und ihn mit ihrem Protoplasma umfliefst. Sehr häufig sind beide Momente vereinigt. Immer aber wird der Nahrungsballen vom Protoplasma allseitig umflossen, wenn er mit ihm in Berührung getreten ist, sei es an der Oberfläche des nackten Protoplasmakörpers, sei es im Grunde der Zellmundöffnung eines Infusors. Diese Umfliefsung erklärt sich in vielen Fällen aus der expansorischen Wirkung, welche der Reiz des Nahrungsballens auf das Protoplasma ausübt: denn wenn sich die Oberfläche des Protoplasmas um den Nahrungsballen ringsherum vorwölbt, mufs derselbe schliefslich vom Protoplasma umflossen sein. In vielen Fällen dagegen scheinen lediglich die mechanischen Beziehungen der Oberflächen des Protoplasmas einerseits und des aufzunehmenden Nahrungskörpers anderseits zu genügen, um einen Import des letzteren in das Protoplasma herbeizuführen. In dieser Beziehung sind die ausgezeichneten Untersuchungen von Rhumbler[1]) interessant, die dieser Forscher in den letzten Jahren über verschiedene Momente aus der Mechanik des Zelllebens angestellt hat. So fand Rhumbler beispielsweise, dafs Chloroformtropfen, welche in Wasser liegen, Schellackfäden, die mit ihnen in Berührung kommen, von selbst umfliefsen, genau wie eine Amöbe ihre Nahrung mit dem Protoplasmakörper umfliefst. Hier sind es lediglich die mole-

[1]) L. Rhumbler: „Physikalische Analyse von Lebenserscheinungen der Zelle. I. Bewegung, Nahrungsaufnahme, Deräcation, Vakuolenpulsation und Gehäusebau bei lobosen Rhizopoden.“ In Arch. f. Entwicklungsmechanik der Organismen. Bd. 7, 1898.

kularen Beziehungen der Adhäsion zwischen Chloroform und Schellack, welche zur Aufnahme des letzteren in den Chloroformtropfen führen. Die Aufnahme von geformter Nahrung findet also ihre Erklärung teils in dem Mechanismus der chemotaktischen und thigmotaktischen Reizwirkungen, den wir bereits an anderer Stelle genauer kennen lernten[1]), teils in den molekularen Oberflächenbeziehungen der Zelle zu den Nahrungsstoffen.

Wie die Abgabe geformter Stoffe stattfindet, ist noch wenig untersucht. Es scheint, als ob sie vielfach dem Zufall überlassen ist. Wenigstens macht es bei Amöben den Eindruck. Die geformten Stoffe liegen in der Regel in Vakuolen, und wenn einmal die Vakuole bei der fortwährenden Bewegung des Protoplasmas dicht an die Körperoberfläche zu liegen kommt, platzt gelegentlich die dünne Wand, welche sie vom umgebenden Medium trennt, und der Inhalt wird frei. Vielleicht aber sind zu diesem Platzen der Vakuolenwand auch irgend welche Reize von seiten des Exkretballens notwendig. Ferner spielen

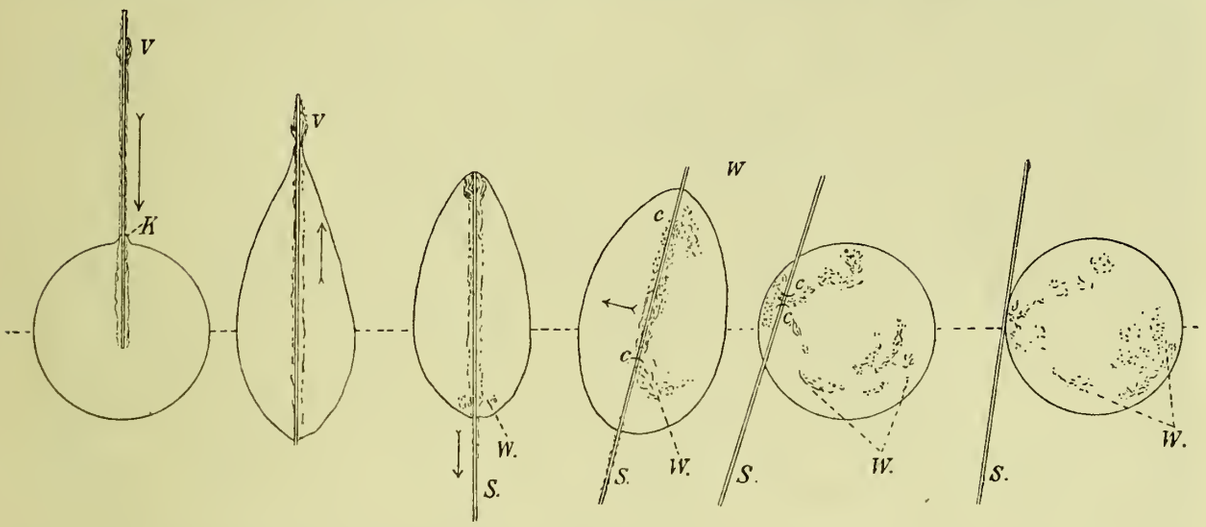


Fig. 268. Ein überschellackter Glasfaden wird von einem Chloroformtropfen aufgenommen und dann, nachdem er seiner Schellackrinde entkleidet ist, wieder ausgestofsen.

auch hier jedenfalls die Oberflächenbeziehungen zwischen dem Protoplasma und dem Fremdkörper eine grofse Rolle. So fand Rhumbler (l. c.), dafs Chloroformtropfen in Wasser Glasstückchen, die man in sie hineingebracht hat, von selbst an das Wasser abgeben, weil einerseits die Kohäsion der Chloroformteile untereinander und anderseits auch die Adhäsion zwischen Glas und Wasser viel gröfser ist als die Adhäsion zwischen Glas und Chloroform. Eine Schwierigkeit für die Annahme einer lediglich durch die Adhäsions- und Kohäsionsbeziehungen bedingten Aufnahme und Abgabe von festen Stoffen liegt scheinbar in der Tatsache, dafs ein Flüssigkeitstropfen, der eine bestimmte Art von Fremdkörpern in sich hineinzieht, dieselben nie wieder nach aufsen abgibt, während doch die Amöbe erst die Nahrungskörper aufnimmt und später auch wieder nach aufsen abstöfst. Allein Rhumbler macht mit Recht darauf aufmerksam, dafs der Nahrungskörper, welcher von der Amöbe aufgenommen ist, sich ja im Protoplasma chemisch verändert und daher nach der Verdauung eine ganz andere Beschaffenheit besitzt als vorher. Unter Berück-

[1]) Vergl. pag. 531 ff.

sichtigung dieses Umstandes konnte Rhumbler auch künstlich eine Versuchsanordnung herstellen, bei der ein fester Körper erst von einem Flüssigkeitstropfen aufgenommen und später wieder abgegeben wurde. Er wählte wieder Chloroformtropfen in Wasser und brachte sie in Berührung mit feinen Glasfäden, die mit einer dünnen Schicht von Schellack überzogen waren. Chloroform nimmt Schellack auf. Daher wurden die Fäden in den Tropfen hineingezogen und von demselben umflossen (Fig. 268), genau wie ein Bakterienfaden von einem Leukocyten (vergl. Fig. 215, pag. 462) oder wie ein Algenfaden von einer Amöbe. In Chloroform ist Schellack löslich. Daher wurde der Glasfaden nach kurzer Zeit von seinem Schellacküberzug befreit. Reines Glas wird aber von Chloroform in Wasser ausgestofsen. Infolgedessen gab der Chloroformtropfen die von ihrer Schellackhülle befreiten Glasfäden wieder nach aufsen ab (Fig. 268), wie eine Amöbe die unverdauten Cellulosehüllen eines Algenfadens.

Als eine ganz wunderbare Erscheinung, die der mechanischen Erklärung besondere Schwierigkeiten mache, hat man mehrfach die sogenannte Nahrungsauswahl von seiten gewisser Zellen hingestellt, d. h. die Tatsache, dafs gewifse Zellen unter den ihnen zur Verfügung stehenden Stoffen nur ganz bestimmte Stoffe in sich aufnehmen[1]). So hat Bunge[2]) von dem Aufsuchen der Spirogyrafäden seitens der Vampyrella Spirogyrae und von der Auswahl der Fetttröpfchen aus dem Darminhalt von seiten der Darmepithelzellen gesagt: „An eine chemische Erklärung dieser Erscheinungen ist vorläufig gar nicht zu denken.“ Weshalb aber daran nicht zu denken sein soll, ist eigentlich nicht recht zu verstehen. Schält man aus diesen scheinbar isoliert stehenden Erscheinungen das Prinzip heraus, das ihnen zu Grunde liegt, d. h. die Tatsache, dafs jede Zelle nur ganz bestimmte Stoffe in sich aufnimmt und andere nicht, so gibt es im Gegenteil eigentlich kaum etwas, was selbstverständlicher erscheint. Jede Zelle hat ihre charakteristische Zusammensetzung aus ganz bestimmten Stoffen und hat ihren ganz eigentümlichen Stoffwechsel. Ist es da unverständlich, dafs nur diejenigen Stoffe aus dem Medium in den Stoffwechselkreislauf der Zelle hineingezogen werden, die chemische Beziehungen zu den Stoffen des Zellkörpers haben und zur Unterhaltung des Stoffwechsels nötig sind, während die anderen, die keine solchen Beziehungen zur lebendigen Substanz der Zelle besitzen, die für die Zelle indifferent sind, nicht aufgenommen und bei freier Ortsbeweglichkeit nicht aufgesucht werden? Das Prinzip, das dieser Erscheinung zu Grunde liegt, ist offenbar kein anderes als das, welches die ganze Welt der Atome und Moleküle überhaupt beherrscht, als das Prinzip der Affinität. Dafs sich ein Phosphoratom mit einem Sauerstoffatom sehr leicht verbindet, mit einem Platinatom dagegen nicht, ist sicherlich nicht weniger wunderbar, als dafs eine Darmepithelzelle zwar Fettkügelchen in sich aufnimmt, aber niemals Pigmentkörnchen. Und dafs eine Vampyrella gerade nur Spirogyrafäden mit ihrem Körperprotoplasma umfliefst und verdaut und andere Körper nicht, ist offenbar nicht weniger verständlich, als wenn ein ranziger Öltropfen, wie Gad[3]) gezeigt hat, auf einer

[1]) Vergl. pag. 158.

[2]) Bunge: „Lehrbuch der physiologischen und pathologischen Chemie.“ 5. Aufl. Leipzig 1901.

[3]) J. Gad: „Zur Lehre von der Fettresorption.“ In Du Bois-Reymonds Arch. f. Physiologie Jahrg. 1878.

alkalischen Flüssigkeit amöboïde Fortsätze aussendet und das Alkali zur Seifenbildung benutzt, auf einer saueren dagegen in Ruhe bleibt. Das Benehmen der Vampyrella und der Darmepithelzelle steht aber auch in Wirklichkeit gar nicht isoliert da; vielmehr zeigt jede lebendige Zelle das gleiche Verhalten. Im menschlichen Körper z. B. nimmt jede Gewebezelle aus der gemeinsamen Nährflüssigkeit, dem Blute, nur ganz bestimmte Stoffe in sich auf, andere nicht, wie aus der Tatsache hervorgeht, dafs Drüsen-, Muskel-, Knorpelzellen etc. auch ganz verschiedene und nur für sie chrakteristische Stoffe produzieren. In dieser Beziehung verhält sich die Zelle, wie bereits Haeckel[1]) betont hat, genau wie ein Kristall, etwa von Alaun, der aus einer zahlreiche Salze in Lösung enthaltenden Mutterlauge immer nur Alaunmoleküle auswählt, um sie zu seinem Wachstum oder, wenn man ihn verletzt hat, zu seiner Regeneration zu benutzen. So ist das mystische Dunkel, das man künstlich um die sogenannte Auswahl von Nahrungsstoffen seitens der einzelnen Zelle zu verbreiten gesucht hat, in Wirklichkeit gar nicht vorhanden. Was man in anthropomorphischer Übertragung eine „Nahrungsauswahl" von seiten der Zelle genannt hat, ist schlechterdings eine notwendige Konsequenz aus der Tatsache, dafs jede Zelle ihre eigene spezifische Zusammensetzung der lebendigen Substanz und ihren eigenen charakteristischen Stoffwechsel besitzt.

Ebenfalls in rein mechanischer Weise erklärt sich die scheinbare Auswahl von Gehäusebaumaterial bei Difflugien und verwandten Organismen[2]). Auch hier hat man an allerlei wunderbare Fähigkeiten der Zelle gedacht, und auch hier liegen die Ursachen für die scheinbar so merkwürdigen Vorgänge in einfachen mechanischen Verhältnissen. Es läfst sich nämlich bei genauerer Untersuchung einzelner Fälle nachweisen, dafs hier gar keine wirkliche Auswahl vorliegt, in dem Sinne, wie es bei der Nahrungsaufnahme der oben genannten Zellen der Fall ist. Es hängt vielmehr die Tatsache, dafs die Formen eines und desselben Standortes nur ein bestimmtes Material zum Gehäusebau benutzen, vielfach nur von dem Umstande ab, dafs ihnen an dem betreffenden Standort nur dieses eine Material zur Verfügung steht. Untersucht man z. B. die Wohnstätte einer Form, die ihr Gehäuse nur aus Schlamm oder aus selbst ausgeschiedenen Stoffen baut, so findet man, dafs hier andere Materialien, etwa Diatomeenpanzer oder Sandkörner, vollständig fehlen. Gibt man aber einer solchen Form die Möglichkeit, auch anderes Material zu bekommen, indem man in das Kulturgefäfs, in welchem man sie hält, sehr fein pulverisierten Sand oder, noch besser, sehr fein zermahlenen Staub von buntem Glase schüttet, so findet man die durch Fortpflanzung neu entstandenen Individuen mit einem zierlichen Gehäuse von bunten Glassplittern umgeben. Auch der Umstand, dafs einige Formen nur kleine Sandkörnchen, andere vorwiegend gröfsere in ihrem Gehäuse haben, ist zum Teil auf die Beschaffenheit des ihnen zu Gebote stehenden Materials zurückzuführen, zum Teil aber auch auf andere rein äufserliche Verhältnisse, wie z. B. auf die Enge der Gehäusemündungen mancher Formen, die es nicht gestattet, dafs der Protoplasmakörper gröfsere Sandkörnchen hindurchzieht. Es kann demnach beim Gehäusebau der Difflugien von einer wirklichen Auswahl des Baumaterials im antropormophen Sinne nicht die Rede sein.

---

[1]) Haeckel: „Generelle Morphologie der Organismen." Bd. 1, 1866.
[2]) Vergl. pag. 160.

Aber auch die scheinbar so kunstvolle und geschickte Bautätigkeit der Difflugien verliert bei genauerer Betrachtung alles Wunderbare, das man in ihr sehen zu müssen geglaubt hat. Bei der Zellteilung der Difflugien finden im Protoplasma sehr tiefgehende chemische Veränderungen und mechanische Bewegungen statt. Dabei werden die im Protoplasma produzierten und angehäuften Körner und Tropfen des organischen Schalenbaumaterials an die Oberfläche des Zellkörpers gebracht und lagern sich hier nach einfachen mechanischen Gesetzen aneinander[1]). Mit ihnen wird auch das von aufsen her aufgenommene Schalenbaumaterial (Sand, Diatomeen etc.), wenn solches im Körper vorhanden ist, an die Oberfläche ausgeschieden und durch das organische Bindemittel verkittet. So entsteht die Schale der neuen Teilhälfte einer Difflugia, die sich ganz genau der Gestalt des Protoplasmakörpers anpafst, welcher sich aus der alten Schale herauswölbt. Rhumbler[2]), dem wir so viele künstliche Nachahmungen mechanischer Verhältnisse von Lebenserscheinungen der Zelle verdanken, hat auch den Gehäusebau der Difflugien mit einfachen Stoffen nachgeahmt und gezeigt, dafs sich z. B. Chloroformtropfen und Öltropfen aus Quarzkörnern, Glassplittern, Schellack- und Zinnoberteilchen etc., die man ihnen beimischt, in Wasser auf Grund der Gesetze der Adhäsion und Kohäsion „Gehäuse bauen", die von denen der Difflugien schlechterdings nicht zu unterscheiden sind (Fig. 269 *c*, *d*, *e*). Wir sehen also, dafs auch in den scheinbar so wunderbaren und komplizierten Tätigkeiten der Zelle, wie sie in der Aufnahme und Verwertung fester Stoffe zum Ausdruck kommen, keinerlei Momente enthalten sind, die über eine mechanische Erklärung hinausgingen.

Was endlich die intermediären Vorgänge des Stoffwechsels, die Assimilation und Dissimilation betrifft, so ist deren allgemeines mechanisches Verständnis bereits oben in den Abschnitten über den Lebensvorgang entwickelt worden. Inwieweit aber die einzelnen Teile der Zelle mit ihren chemischen Prozessen daran beteiligt sind, entzieht sich bei der mangelnden Kenntnis der speziellen Glieder der Stoffwechselkette vorläufig noch unserer Kenntnis. Darüber aber kann selbstverständlich kein Zweifel bestehen, dafs den Vorgängen der Assimilation und Dissimilation ebenfalls keine anderen Faktoren zu Grunde liegen als mechanische. Ein vollständiges Analogon aus der anorganischen Natur für den Stoffwechsel der Organismen haben wir ja schon früher in den Vorgängen bei der Fabrikation der englischen Schwefelsäure kennen gelernt. Übrigens verdient an dieser Stelle besondere Erwähnung der geistvolle Versuch Zehenders[3]), für die Erscheinungen der anorganischen wie der organischen Natur aus gewissen allgemeinen physikalisch-chemischen Voraussetzungen auf synthetischem Wege ein einheitliches Verständnis zu gewinnen. In origineller Weise schlägt Zehender den umgekehrten Weg ein, wie die zergliedernde und analysierende Forschung, und erörtert von wenigen Prämissen ausgehend, die verschiedenen mechanischen Möglichkeiten, nach denen man sich vor allem die Lebenserscheinungen in konsequenter Weise aus den vorausgesetzten Eigenschaften der Materie resultierend denken

---

[1]) Verworn: „Biologische Protistenstudien." I. u. II. in Zeitschr. f. wiss. Zoologie Bd. 46, 1888 u. Bd. 50, 1890.

[2]) Rhumbler: „Physikalische Analyse von Lebenserscheinungen der Zelle I. In Arch. f. Entwicklungsmechanik der Organismen. Bd. 7, 1898.

[3]) Zehender: „Die Entstehung des Lebens aus mechanischen Grundlagen entwickelt." Freiburg 1899.

kann. Besonders verdienen seine Erörterungen über den Assimilations- und Dissimilationsvorgang Beachtung. Zehenders Versuch ist aber deshalb wertvoll, weil er, von einem ganz anderen Wege ausgehend, zu dem gleichen Ergebnis führt, wie die physiologische Forschung, nämlich zu einem rein mechanischen Verständnis der körperlichen Lebenserscheinungen.

Nach alledem lassen sich also die Erscheinungen des Stoffaustausches der Zelle sämtlich aus chemischen und physikalischen Ver-

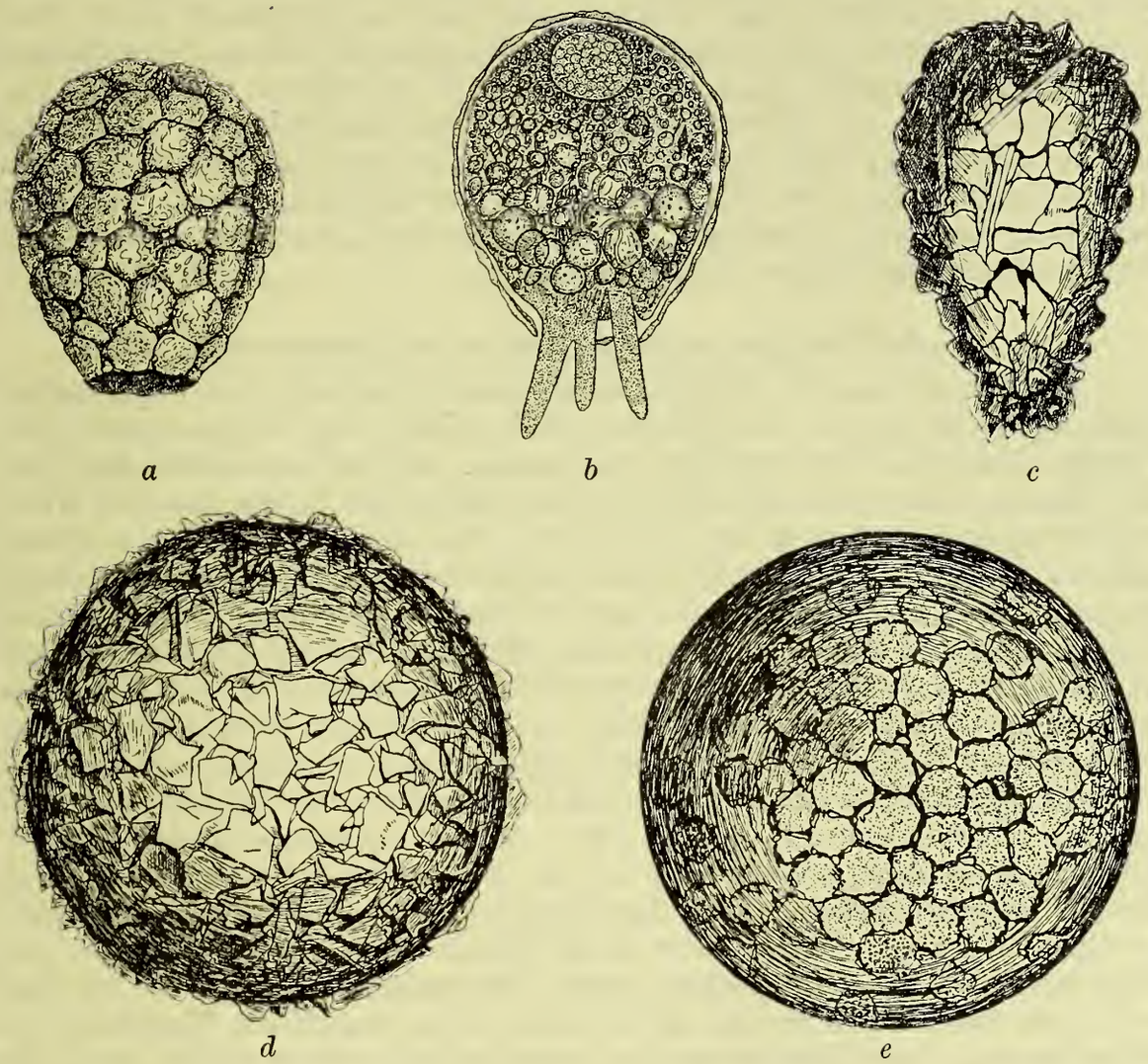


Fig. 269. Gehäuseformen (vergl. auch Fig. 52, pag. 160). *a* Gehäuse einer Difflugia aus selbstproduziertem organischem Schalenmaterial, *b* Längsschnitt durch den Protoplasmakörper einer Difflugia mit den noch weichen Tröpfchen des organischen Gehäusebaumaterials im Innern, *c* Gehäuse eines Öltropfens aus Quarzkörnern bestehend, *d* Gehäuse eines Chloroformtropfens aus Glassplittern gebaut, *e* Gehäuse eines Gemischtropfens von Chloroform, Provenceröl und alkoholischer Schellacklösung, der mit Zinnober und Glassplittern verrieben ist (*c*, *d*, *e* nach Rhumbler).

hältnissen heraus verstehen, wie sie auch in der anorganischen Natur gefunden werden, und wenn wir auch bisher aufser stande sind, die speziellen Glieder des Stoffwechsels im einzelnen Falle bis in ihre Feinheiten hinein zu verfolgen, so gewinnen wir doch die Gewifsheit, dafs der gesamte Stoffwechsel rein mechanisch zu stande kommt, und dafs wir nirgends auf Erscheinungen stofsen, die in Wahrheit einer mechanischen Erklärung unzugänglich sind. Die eiserne Schlufsfolgerung, dafs alles, was aus Materie besteht

auch den Gesetzen der Materie gehorchen mufs, kann selbstverständlich auch in der organischen Welt nirgends eine Ausnahme erleiden.

2. Die Formwechsel-Mechanik der Zelle.

Obwohl wir bei dem jetzigen Stande unserer Kenntnisse von den Vorgängen in der Zelle nicht wissen, mit welchen speziellen Leistungen sich die einzelnen Bestandteile der Zelle am Gesamtstoffwechsel derselben beteiligen, mit welchen chemischen Prozessen Kern und Protoplasma samt ihren speziellen Inhaltsmassen in die Geschichte des Biogens verwebt sind, so genügen doch unsere bisherigen Erfahrungen über die allgemeinen Stoffwechselverhältnisse in der Zelle, um zu erkennen, dafs sich auch die Formwechselerscheinungen, d. h. die Erscheinungen des Wachtsums und der Fortpflanzung, der Entwicklung und der Vererbung, als mechanische Konsequenz aus diesen Stoffwechselverhältnissen herleiten lassen.

a. Das Wachstum als Grunderscheinung des Formwechsels.

Das Wachstum bildet die Grunderscheinung des organischen Formwechsels, denn das Wachstum der Zelle ist nicht nur der einfachste Fall des Formwechsels überhaupt, sondern es enthält zugleich die inneren Ursachen für die komplizierteren Erscheinungen der Fortpflanzung und Entwicklung der Zelle, wie die folgende Betrachtung alsbald ergeben wird. Den Wachstumsmodus der lebendigen Substanz haben wir bereits an einer andern Stelle[1]) berührt. Wir wissen, dafs wir in der lebendigen Substanz Moleküle haben, die eine aufserordentliche Neigung zur Polymerisierung besitzen, d. h. Moleküle, welche bestrebt sind, unter gegebenen Bedingungen durch weiter und weiter fortschreitende Anlagerung gleichartiger Atomgruppen sich zu vergröfsern und Ketten von gleichen Gliedern zu bilden. In den nativen Eiweifskörpern haben wir solche polymere Moleküle der lebendigen Substanz kennen gelernt, und so ist es schon von vornherein wahrscheinlich, dafs die Biogene diese Eigenschaft ebenfalls besitzen werden. Wäre aber nicht schon aus diesem Grunde die Polymerie des Biogenmoleküls mehr als wahrscheinlich, so würden wir notwendig zu ihrer Annahme gezwungen durch die Tatsache des Wachstums. Das Wachstum der lebendigen Substanz selbst, d. h. die Vermehrung der lebendigen Substanz im Verein mit dem Umstande, dafs neue lebendige Substanz nur dort entsteht, wo bereits lebendige Substanz vorhanden ist, verlangt als Substrat unbedingt ein Molekül, das durch Polymerisierung sich vergröfsert. Wir können uns das Wachstum der lebendigen Substanz nur vorstellen, indem wir uns ein Biogenmolekül denken, das aus den Stoffen der Umgebung (Nahrungsstoffen) nach und nach gleichartige Atomgruppen an sich anlagert, die ihrerseits in derselben Weise fortfahren, aus der Umgebung bestimmte Atome an sich zu ziehen und wieder in der gleichen Lagerung zu binden etc. Dabei brauchen die einzelnen Glieder dieser polymeren Ketten nicht dauernd aneinander hängen zu bleiben und so, wie Pflüger annimmt, zur Bildung von „Riesenmolekülen“ zu führen. Es erscheint vielmehr im Hinblick auf mancherlei Tatsachen richtiger

[1]) Vergl. pag. 204 u. 510.

anzunehmen, dafs diese Ketten hier und dort immer wieder in einzelne Grundmoleküle auseinanderbrechen oder auseinanderreifsen, indem sich die getrennten Affinitäten in anderer Weifse schliefsen [1]. Der Vorgang, den wir uns hier an einem gleichartigen Substrat vorstellen, verläuft freilich in der Zelle, deren lebendige Substanz und deren Stoffwechsel bereits sehr weit differenziert ist, bedeutend komplizierter. In der Zelle sind mehr oder weniger eng an der Bildung und dem Wachstum der Biogenmoleküle sowohl die Substanzen des Kerns als des Protoplasmas mit allen ihren speziellen Differenzierungen beteiligt. Allein es ist bei diesem engen Ineinandergreifen und bei dieser engen Abhängigkeit der einzelnen Bestandteile der Zelle voneinander sehr verständlich, dafs, wenn z. B. die Biogenmoleküle des Protoplasmas durch Polymerisierung wachsen, dieses nur möglich ist, wenn zugleich auch andere Bestandteile des Protoplasmas oder des Kerns in einem bestimmten Mafse zunehmen, mit anderen Worten, es wird nicht blofs eine einzelne Substanz des Protoplasmas oder Kerns allein wachsen, sondern ihr Wachstum wird begleitet sein von dem Wachstum anderer Substanzen.

Es ist von Wichtigkeit, auf die Verhältnisse, welche sich bei dieser engen Korrelation der einzelnen Zellteile durch das Wachstum entwickeln, etwas näher einzugehen. Denken wir uns zum Beispiel eine freilebende runde Zelle, welche alle zu ihrem Leben notwendigen Stoffe in dem umgebenden Medium in genügendem Mafse zur Verfügung hat, und nehmen wir an, dafs die Zelle wächst, so wird sich mit zunehmender Gröfse der Zelle das Verhältnis der Oberfläche zur Masse mehr und mehr verändern, und zwar wird nach bekannten mathematischen Gesetzen die Oberfläche gegenüber der Masse wachsen im Verhältnis des Quadrates zum Kubus. Mit anderen Worten: je kleiner die Zelle ist, um so gröfser ist die Oberfläche im Verhältnis zur Masse, und je mehr die Zelle wächst, um so weniger wächst die Oberfläche im Verhältnis zur Masse.

Diese einfache Tatsache ist aber von fundamentaler Bedeutung. Das wird sofort klar, wenn wir daran denken, dafs die einzelnen Teile des Zellkörpers in innigen Stoffwechselbeziehungen untereinander und mit der Aufsenwelt stehen. Gegenüber den von aufsen aufgenommenen Nahrungsstoffen, sowie dem Sauerstoff wird sich, je mehr die Zelle wächst, um so mehr ein Mifsverhältnis zwischen den äufseren und den inneren Schichten des Zellkörpers herausbilden, denn da die Oberfläche, durch welche die Nahrung aufgenommen wird, sich in geringerem Mafse vergröfsert, als die Masse des Zellkörpers, so wird ein Zeitpunkt eintreten, wo die aufgenommene Nahrung nicht mehr für den ganzen Zellkörper ausreicht, und die Folge davon mufs sich in einer zu geringen Ernährung der inneren Zellschichten gegenüber den äufseren bemerkbar machen. Während in den äufseren Zellschichten die Ernährung schnell und reichlich erfolgt, geschieht sie in den tieferen Schichten langsamer und spärlicher. Das wird nicht blofs das Protoplasma treffen, sondern auch den Zellkern. Der Zellkern wird viel weniger Stoffe von aufsen empfangen, wenn die ihn umgebende Protoplasmaschicht dicker und dicker wird,

---

[1]) Max Verworn: „Die Biogenhypothese. Eine kritisch-experimentelle Studie über die Vorgänge in der lebendigen Substanz," pag. 51. Jena 1903.

als wenn sie nur dünn ist. Umgekehrt aber werden auch die äufseren Schichten der Zelle viel weniger reichlich mit Kernstoffen versorgt werden als die inneren. Kurz, der Stoffwechsel mufs bei dem engen Ineinandergreifen der einzelnen Zellteile tiefgehende Veränderungen erfahren, die sich immer mehr steigern, je mehr die Zelle wächst. Der Stoffwechsel der Zelle ist daher, solange die Zelle stetig wächst, in keinem Zeitdifferential genau derselbe wie im vorhergehenden und wie im folgenden.

Diese zwingende Konsequenz aus der Tatsache des Wachstums enthält aber das Prinzip aller Entwicklung in sich, d. h. die Tatsache des Wachstums reicht bei den engen Stoffwechselbeziehungen, welche zwischen den einzelnen Inhaltsbestandteilen der Zelle und des Mediums existieren, allein schon vollkommen aus, um notwendig zu allen den Veränderungen zu führen, die wir als „Entwicklung" bezeichnen.

Zunächst ergibt sich aus diesen Verhältnissen, dafs die Zelle eine bestimmte Gröfse nicht überschreiten kann, denn wenn die Störungen des Stoffwechsels, welche durch das steigende Mifsverhältnis zwischen den oberflächlicheren und den tieferen Schichten der Zelle entstehen, einen bestimmten Grad erreicht haben, kann die Zelle nicht mehr in dieser Form am Leben bleiben. So erklärt sich sehr einfach die ganz auffallende Tatsache, dafs wir keine formbeständigen, massigen Zellen kennen, die gröfser wären als einige Millimeter; so lernen wir verstehen, weshalb die Entwicklung grofser Organismen nur möglich ist durch Anordnung der lebendigen Substanz zu einem Kongregat von einzelnen kleinen Zellen und unmöglich durch Anordnung der lebendigen Substanz zu einer einzigen Zelle, etwa von der Gröfse eines Menschen. Gleichzeitig ist aber auch verständlich, dafs unter Umständen Zellen, deren Oberfläche bedeutend vergröfsert ist im Verhältnis zur Masse, wie bei den flächenhaften Blättern der Caulerpa, oder Zellen, deren Protoplasma in fortwährender Zirkulation zwischen Oberfläche und Innerem begriffen ist, wie bei den Plasmodien der Myxomyceten, eine bedeutendere Gröfse erreichen können, namentlich wenn auch die Kernsubstanz durch Vervielfältigung eine beträchtliche Vergröfserung aufweist. In diesen Fällen kann sich eine Differenz zwischen den äufseren und den inneren Schichten des Zellkörpers nicht in dem Grade entwickeln, wie bei kompakten Zellen. Wo aber der Zellkörper eine kompakte Masse vorstellt, wo ferner eine lebhafte Strömung des Inhalts nach der Oberfläche fehlt, und wo schliefslich nur ein Kern im Protoplasma vorhanden ist, da kann die Zelle eine bestimmte Gröfse nicht überschreiten. Soll daher die lebendige Substanz einer solchen Zelle durch Wachstum nicht zu Grunde gehen, so mufs an einem bestimmten Zeitpunkt des Wachstums eine Korrektur dieses Mifsverhältnisses zwischen Masse und Oberfläche und der dadurch bedingten Stoffwechselstörungen eintreten, und eine solche haben wir in der Tat in der Fortpflanzung der Zelle durch Zellteilung.

Die Fortpflanzung der Zelle durch Teilung ist demnach lediglich als eine Folge des Wachstums zu betrachten, und mit Recht haben die Morphologen schon seit langer Zeit die Fortpflanzung als eine Fortsetzung des Wachstums, als ein „Wachstum über das individuelle

Maſs hinaus“ bezeichnet. Leider gehen die Ansichten über die spezielle Mechanik des Zellteilungsvorganges bisher noch sehr auseinander; schon über Bedeutung und Herkunft der bei der Zellteilung auftretenden Strahlungen ist eine Einigung noch nicht erzielt, die Mehrzahl der Forscher halten allerdings in Anlehnung an die Untersuchungen von van Beneden [1]) und Boveri [2]) die Strahlensysteme für einen Kontraktionsmechanismus der Zelle, aber auch eine gerade entgegengesetzte Anschauung hat Vertreter gefunden, Drüner [3]), Braus [4]) und Meves [5]) glauben nämlich in den Strahlen Stemmfasern erblicken zu dürfen, die nicht durch Kontraktion, sondern durch Expansion in Wirkung treten; Houssay [6]) und Giardina [7]) halten die Strahlen für Diffusionsströme, H. E. Ziegler [8]) ist der Ansicht, daſs eine im Durchschnürungsäquator bei vielen Zellteilungen auftretende in Kontraktionsspannung befindliche plasmatische Zusammenhäufung die Durchteilung der Zelle bewirkt, und daſs die Strahlen bloſs eine Begleiterscheinung darstellen, die irgendwie mit der Entstehung des äquatorialen Kontraktionsringes in noch nicht analysierbaren Zusammenhang steht. Eine Kritik dieser und anderer Anschauungen findet man in den Arbeiten Rhumblers, dessen Untersuchungen am tiefsten in den Gegenstand eingedrungen sind.

Schon vor längerer Zeit hat Bütschli [9]) die Vorstellung ausgesprochen, daſs die Strahlungsfigur, welche sich bei der Kernteilung um das Zentrosom im Protoplasma bildet, ein Ausdruck von Diffusionsvorgängen sei, die zwischen dem Zentrosom und dem Protoplasma entstehen, und später hat Bütschli [10]) gezeigt, daſs beim Erkalten und Gerinnen warm auf eine Glasplatte gegossener wässeriger (wie die mikroskopische Untersuchung lehrt, schaumig strukturierter) Gelatinelösung um Luftblasen herum durch die Zugwirkung der sich zusammenziehenden Luft Strahlungserscheinungen entstehen, die denen der karyokinetischen Figur vollständig gleichen (Fig. 270). An diese Beobachtungen Bütschlis lassen sich Rhumblers [11]) theoretische Ab-

---

[1]) van Beneden: „Recherches sur la maturation de l'oeuf etc.“ In Archives de Biologie Bd. 4, 1883.

[2]) Th. Boveri: „Zellenstudien.“ In Jenaische Zeitschr. f. Naturw. N. F. Nr. 1 in: Bd. 21; 1887. — Nr. 2: Ebenda Bd. 22; 1888. — Nr. 3: Ebenda Bd. 24; 1890.

[3]) Drüner: „Zur Morphologie der Zentralspindel.“ In Jen. Zeitschr. f. Naturw. N. F. Bd. 21, 1894.

[4]) Braus: „Über Zellteilung und Wachstum des Tritoneies.“ In Jen. Zeitschr. f. Naturw. N. F. Bd. 29, 1895.

[5]) Meves: „Über die Entwicklung der männlichen Geschlechtszellen von Salamandra maculosa.“ In Arch. mikr. Anat. Bd. 48, 1896.

[6]) Houssay: „Le rôle des phénomènes osmotiques dans la division cellulaire.“ In Anatom. Anz. Bd. 14, 1898.

[7]) Giardina: „Note sul meccanismo della fecondazione e della divisione cellulare etc.“ In Anat. Anz. Bd. 21 u. 22, 1902.

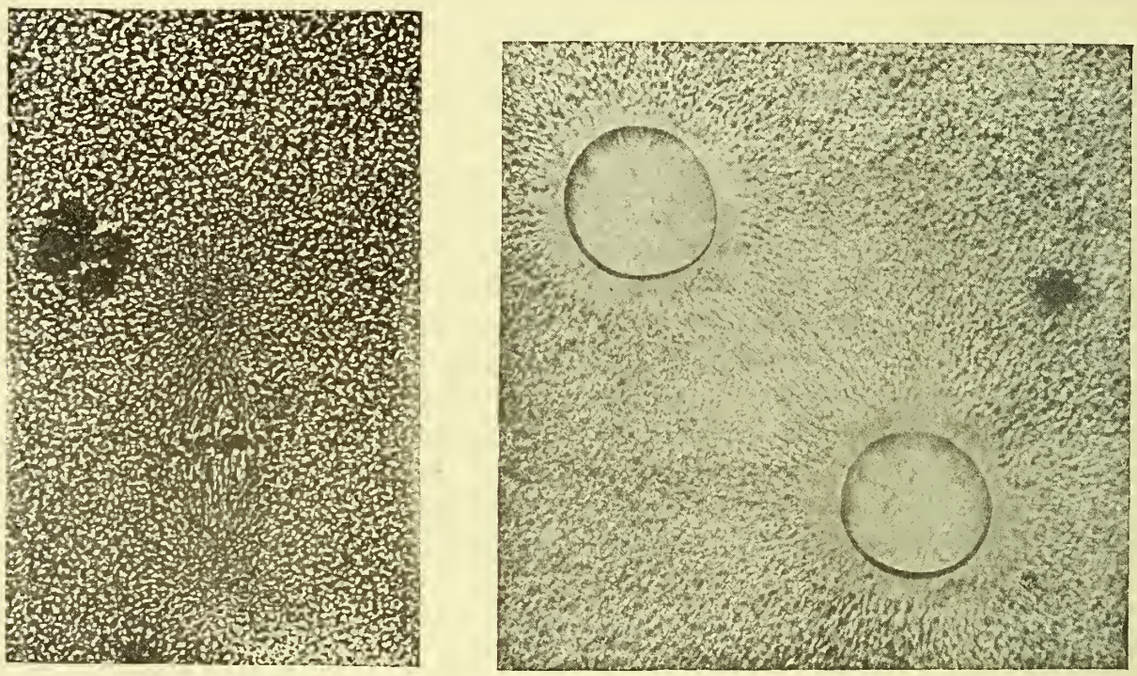
[8]) H. E. Ziegler: „Experimentelle Studien über die Zellteilung.“ In Arch. f. Entwicklungsmechanik Bd. 7, 1898 und Bd. 16, 1903.

[9]) Bütschli: „Studien über die ersten Entwicklungsvorgänge der Eizelle, die Zellteilung und die Konjugation der Infusorien.“ In Abhandl. d. Senckenberg. naturf. Ges. Bd. 10, 1876.

[10]) Derselbe: „Über die künstliche Nachahmung der karyokinetischen Figur.“ In Verh. d. naturhist.-med. Vereins zu Heidelberg N. F. Bd. 5, 1892.

[11]) Rhumbler: „Versuch einer mechanischen Erklärung der indirekten Zell- und Kernteilung. I. Teil: Die Cytokinese“ in Arch. f. Entwicklungsmech. Bd. 3, 1896. — Derselbe: „Stemmen die Strahlen der Astrosphäre oder ziehen sie?“ Ebenda, Bd. 4, 1897. — Derselbe: „Die Mechanik der Zelldurchschnürung nach Meves' und nach meiner Auffassung.“ Ebenda Bd. 7, 1898. — Derselbe: „Die Furchung des Kteno-

leitungen am besten anschliefsen. Die Strahlungserzeugung ist innerhalb des Wabenwerks der Zelle im Gegensatz zum Kleinerwerden der Luftblasen bei den künstlichen Gelatinespindeln mit einer recht augenfälligen Vergröfserung der die Zugwirkung hervorrufenden Zentrosomen verbunden. Zu dieser Zentrosomenvergröfserung ist unbedingt Substanzzufuhr, Substanzaufnahme aus dem Zellleib her, notwendig. Rhumbler nimmt mit Bütschli an, dafs die aufgenommene Substanz Wasser oder eine wässerige Lösung ist, die dem umgebenden plasmatischen Schaumsystem infolge eines starken Imbibitionsstrebens der Zentrosomen entzogen wird; es ist hierdurch zugleich erklärt, warum das den Sphären zunächst anliegende Protoplasma während der Zellteilung stärker lichtbrechend, dichter wird; es wird einfach durch den Wasserverlust kondensierter. Die Entziehung der wässerigen Flüssigkeit verändert aber die Oberflächenspannung in den plasmatischen



I *II*

Fig. 270. Photographische Aufnahme von Strahlungsfiguren. *I* Kernstrahlungsfigur aus einem Cephalopodenembryo. *II* Strahlungsfigur um zwei Luftblasen in einem Gelatineschaum, der durch Chromsäure zum Gerinnen gebracht wurde. Nach Photographien von Bütschli.

Schaumwänden, die Oberflächenspannung der Wandflächen wird um so kleiner, je kondensierter die Schaumwandsubstanz durch ihre Flüssigkeitsabgabe an die Zentrosomen wird, denn aus Quinckes[1]) Untersuchungen läfst sich entnehmen, dafs die Oberflächenspannung eines Kolloids im allgemeinen mit seinem Konzentrationsgrade ab-

---

phoreneies nach Ziegler und deren Mechanik.“ Ebenda Bd. 8, 1899. — Derselbe: „Allgemeine Zellmechanik.“ In Ergebnisse d. Anatom. und Entwickelungsgesch. (Merkel u. Bonnet) Bd. 8, 1899. — Derselbe: „Mechanische Erklärung der Ähnlichkeit zwischen magnetischen Kraftliniensystemen und Zellteilungsfiguren.“ In Arch. f. Entwickelungsmechan. Bd. 16, 1903.

[1]) Quincke: „Die Oberflächenspannung an der Grenze wässeriger Kolloidlösungen von verschiedener Konzentration.“ In Annal. d. Physik 4. F. Bd. 9, 1902, und Bd. 10, 1903.

nimmt. Die dem Zentrosom direkt anliegenden Schaumwände werden, da sie der Imbibitionskraft der Zentrosomen naturgemäfs am meisten ausgesetzt sind, die geringste Oberflächenspannung besitzen, und die Oberflächenspannung in den Schaumwänden wird um so mehr steigen, je weiter ein Wandteil von dem Zentrosom entfernt liegt. Da nun das gesamte Wandsystem des Cytoplasmaschaumes eine kontinuierliche kohärente Masse darstellt, in welcher die Inhalte der Schaumkämmerchen die Rolle diskontinuierlicher Einlagerungen spielen, so mufs die gradweise verschiedene Verteilung der Oberflächenspannung auf den Schaumwandflächen eine Bewegung der zähflüssigen Wandmasse zur Folge haben; die Wandmasse wird aus den weiter abliegenden Wänden, durch den hier stärkeren Oberflächendruck der Wände nach den, dem Zentrosom näherliegenden, Wandteilen hingedrückt, oder, was dasselbe heifst, die verdichtete, dem Zentrosom anliegende Schaumwandsubstanz, die sogenannte Sphäre, zieht die weniger dichte Wandsubstanz aus den Schaumwänden der peripheren Zellgegenden an sich heran. So-

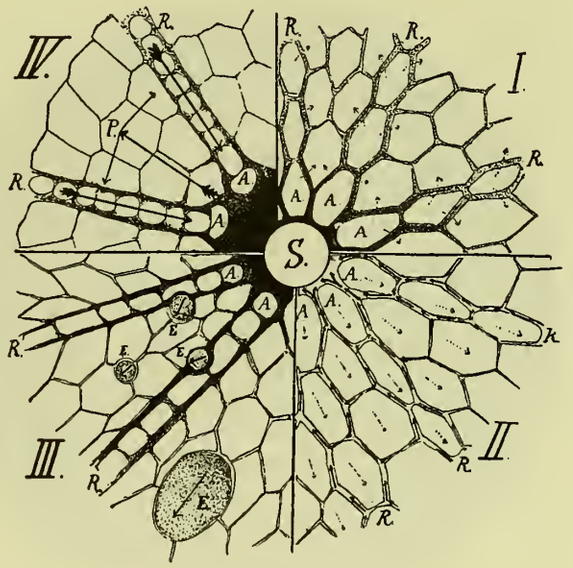


Fig. 271. Schema, Druck und Zugverteilung innerhalb eines Zellasters darstellend. In den Quadranten *III* u. *IV* sind spätere Zustände der Asterbildung dargestellt als in den Quadranten *I* u. *II*. *S* = Sphäre; zwischen *A* und *R* die Radialwaben der Strahlen; *E* = Dottereinlagerungen, für die dasselbe gilt wie für die Enchylemavakuolen. Im Quadranten *IV* ist für einen beliebigen Punkt *P* des interradialen Gebietes die Druckverteilung eingetragen. Nach Rhumbler.

bald sich aber auf diese Weise das Hyaloplasma der Wabenwände um die Sphären herum zusammenzieht, mufs (wegen der Inkompressibilität der Flüssigkeiten) notwendigerweise Alveoleninhalt in entgegengesetzter Richtung entweichen; man kann demnach sagen: die Sphäre attrahiert Schaumwandsubstanz und repulsiert den Alveoleninhalt.

Es läfst sich leicht einsehen, dafs unter solchen einander entgegengesetzten Kräften zunächst die Zickzackanordnung der Schaumwände, die ruhenden gewöhnlichen Schäumen eigentümlich ist, in eine geradlinige, auf die Zentrosomen zentrierte übergehen mufs, auch läfst sich begreifen, dafs nicht alle Waben, die in gleicher Entfernung von den Zentrosomen liegen, die geschilderten Vorgänge im gleichem Grade zeigen. Die stärkste Verdichtung, die stärkste Attraktion und infolge hiervon die ausgiebigste Repulsion von Enchylema werden die direkt den Sphären anliegenden Waben (Fig. 271 *A*) erfahren, und von ihnen aus wird sich ein Maximum der Leistung auf diejenigen von den Sphären weiter abliegenden Waben fortpflanzen, die mit ihnen radiär in einer Flucht liegen und die wir, da sie sich strahlenförmig um die Sphären gruppieren, als Radialwaben (Fig. 271 *A R*) bezeichnen und in Gegensatz zu den zwischenliegenden Interradialwaben setzen wollen. Die

Interradialwaben sind in Sachen „Wandattraktion und Enchylemarepulsion“ von vornherein den Radialwaben gegenüber im Nachteil, weil ihre der Sphäre zunächstliegende Wabe nicht direkt an die Sphäre, sondern nur an eine der Sphäre konzentrische Wand der *A*-Waben anstöfst, die von Haus aus wegen weiterer Entfernung von der Sphäre weniger von ihr verdichtet und darum auch weniger attrahiert wird; die repulsierenden Kräfte werden sich demnach in der Weise dem Wabeninhalt gegenüber äufsern, dafs die diosmierbaren und die etwa vorhandenen filtrationsfähigen Substanzen nach Mafsgabe des in den Wabenradien überwiegenden Attraktionsdruckes aus den Wabenradien heraus nach den interradialen Waben hin diosmieren. Da auf diese Weise die Radienwaben (*AR*) Enchylemainhalt an die Interradialwaben abgeben, so müssen sie sich durch den hierdurch bedingten Volumenverlust zu verkürzen streben, während die interradialen Waben in gleichem Mafse sich durch die ihnen zugepressten Substanzen auszudehnen suchen. Hieraus folgt, dafs die Strahlen als in Longitudinal-

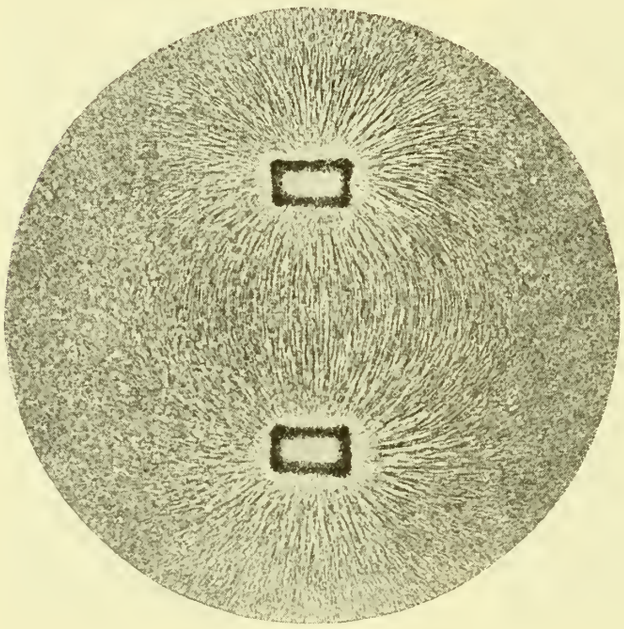


Fig. 272.

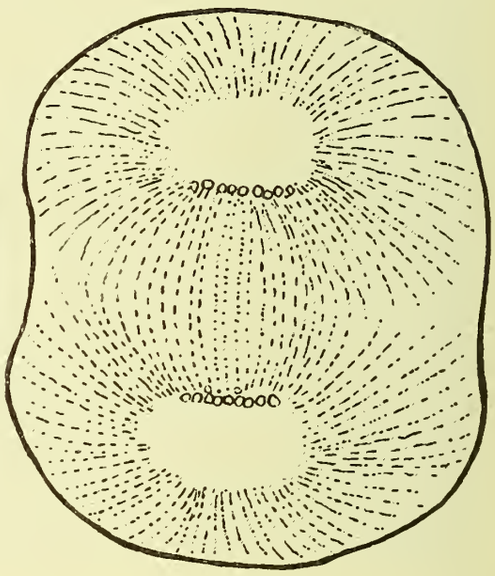


Fig. 273.

Fig. 272. Magnetische Kraftlinienspindel zwischen zwei ungleichnamigen (N. und S.) Polen. Photographie nach Rhumbler.

Fig. 273. Lebendes Seeigelei (Toxopneustes variegatus) während der ersten Furchungsteilung 47 Minuten nach der Befruchtung. Nach E. B. Wilson.

spannung befindlich angesehen werden müssen, während die interradialen Gebiete durch ihr Ausdehnungsstreben sich zwischen die Radien einpressen und die Radien mit senkrecht gegen sie gerichteten Komponenten auseinanderdrängen (vgl. Fig. 271 *P* im Quadranten IV). Diese Zug- und Druckverteilung im Strahlensystem stellt ein genaues Analogon zu derjenigen dar, wie man sie in magnetischen Kraftliniensystemen findet, die man in bekannter Weise durch Einwirkung von Magneten auf Eisenfeilicht bildlich sichtbar machen kann; auch hier sind die aus dem Eisenfeilicht gebildeten Strahlen als in Längsspannung bezw. Verkürzungsspannung anzusehen, während zwischen den Strahlen senkrecht gegen die Strahlen anpressende Kräfte (nämlich diejenigen einer gleichnamigen, also sich abstofsenden Induktion) vorhanden

sind[1]); so erklärt Rhumbler in einfacher Weise die schon Fol[2]) und vielen anderen aufgefallene Ähnlichkeit zwischen den Zellteilungsfiguren und den magnetischen Kraftlinienbildern (Fig. 272 u. 273), auf die schon von H. E. Ziegler[3]) und besonders eingehend von Gallardo[4]) als vielleicht mechanisch theoretisch verwertbar aufmerksam gemacht worden war; eine Ähnlichkeit, deren theoretische Auswertung um so verlockender erschien, als in jüngster Zeit noch Reincke[5]) zu zeigen vermochte, dafs die mechanische Analogie zwischen Zellteilungs- und magnetischen Induktionsbildern auch für solche Magnete bezw. Sphären gilt, die mit ungleich grofsen Kräften arbeiten.

Der bei der tatsächlichen Höhe der Übereinstimmung naheliegende Gedanke, dafs der Zellteilungsvorgang elektrischer oder magnetischer Natur sein möge, ist aus zwei Gründen abzuweisen: erstens läfst sich, wie zuerst Roux[6]) nachgewiesen hat, die Einstellungsrichtung der Teilungsspindel in Furchung begriffener Amphibieneier weder durch Umleitung noch durch Durchströmung von irgend einer bekannten elektrischen Stromart irgendwie gesetzmäfsig beeinflussen, was bei elektrisch-magnetischer Natur der Zellteilungsvorgänge auf Grund der Anziehungs- und Abstofsungsverhältnisse benachbarter Ströme erwartet werden müfste. Zweitens kommen gelegentlich unter besonderen Umständen bei pluripolaren Zellteilungen, die sich durch mehrere Teilungszentren auszeichnen, dreipolige Zellteilungsfiguren vor, deren drei Pole durch drei Spindeln miteinander verknüpft sind. Ein derartiges Vorkommnis ist aber bei magnetisch-elektrischen Kraftlinienfiguren prinzipiell unmöglich, da nur zwischen „ungleichnamigen“ Magnetpolen, die sich gegenseitig anziehen, Spindeln erzeugt werden, und da es nur zwei Arten von Polen, nämlich *N*- und *S*-Pole gibt, so dafs unter drei Polen immer mindestens zwei Pole gleichnamig sein müssen. Drei Spindeln zwischen drei Polen, wie sie bei Zelltriastern vorliegen, sind für elektrische Kraftliniendiagramme unmöglich, weil in dem magnetischen Attraktionsfeld zwischen den beiden notwendig „gleichnamigen Polen“ die Zugwirkung innerhalb der sogenannten Indifferenzzone von abstofsenden Kräften durchbrochen wird, die eine Spindelbildung verhindern. Die gegebene Erklärung des Zustandekommens der Zellstrahlung und Kernspindel ist an ähnliche Bedingungen einer bestimmten Paarung der Pole nicht geknüpft; das Zellsystem arbeitet sozusagen mit neutralen Zugpolpaaren (nicht mit differenten *N*- und *S*-Polen wie der Magnetismus), die immer ziehen, wie sie auch immer und in welcher Zahl sie auch immer zusammenliegen. Um die mechanische Möglichkeit solcher Zugsysteme zu beweisen, verwendet Rhumbler ein grofses, aus sechseckigen Maschen zusammengesetztes elastisches Gumminetz, das auf einen kreisrunden, die Zellmembran veranschaulichenden Reifen aufgespannt, das Wabenwerk der Zelle

---

[1]) Vergl. z. B. E. Riecke: „Lehrbuch der Physik.“ 2. Aufl. Bd. 2, pag. 10. Leipzig 1902.

[2]) Fol: „Die erste Entwicklung des Geryonideneies.“ In Jen. Zeitschr. f. Naturw. Bd. 7, 1873.

[3]) Ziegler: „Untersuchungen über die Zellteilung.“ In Verhandl. d. Deutsch. zool. Gesellsch. 1895.

[4]) Gallardo: „Interpretación dinámica de la división celular.“ Buenos Aires 1902. (Dissertation.)

[5]) F. Reinke: „Zum Beweis der trajektoriellen Natur der Protoplasmastrahlungen. Ein Beitrag zur Mechanik der Mitose.“ In Arch. f. Entwicklungsmechan. Bd. 9, 1900.

[6]) Roux: „Gesammelte Abhandlungen über Entwicklungsmechanik der Organismen.“ Bd. 2 pag. 558, 572 u. 584. Leipzig 1895.

vorstellen soll. Man legt das Modell auf eine feste Unterlage, durch welche an den Stellen, wo die Attraktionspole liegen sollen, Löcher gebohrt sind. Man braucht jetzt nur den jeweils über den Löchern gelegenen Teil des Netzes durch die Löcher hindurch zu fassen und durch die Löcher hindurch nach hinten zu ziehen, um eine strahlige Gruppierung der Netzmaschen um das betreffende Loch herum zu erhalten. Die Strahlung wird um so stärker, je stärker man zieht; zwischen zwei Zuglöchern entsteht jedesmal eine Spindel (Fig. 274), und was nun für uns wichtig ist, zwischen drei Zuglöchern bilden sich drei Spindeln. Das Modell beweist, dafs zwischen neutralen (nicht polardifferenten) Zugzentren in einem elastischen System, dessen sechseckige Maschenanordnung der gleichen des Zellwabensystems entspricht, drei Spindeln zwischen drei Zugzentren entstehen. In dem Netzmodell ergibt sich die Longitudinalspannung der strahlig aneinandergereihten gerade gezogenen Gummistrecken von selbst aus der Zugwirkung, die ihnen mitgeteilt worden ist; die senkrecht pressenden

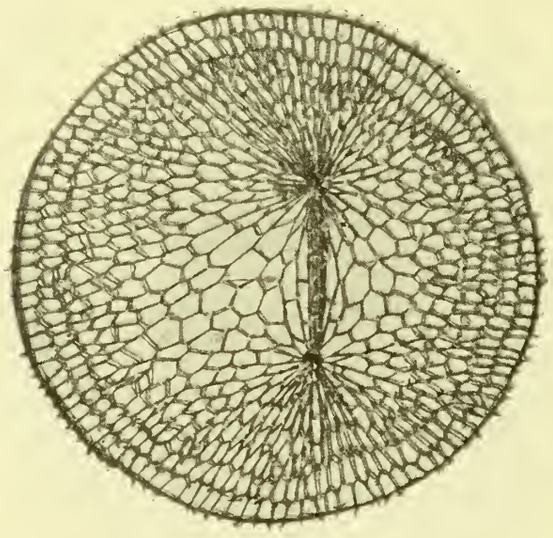
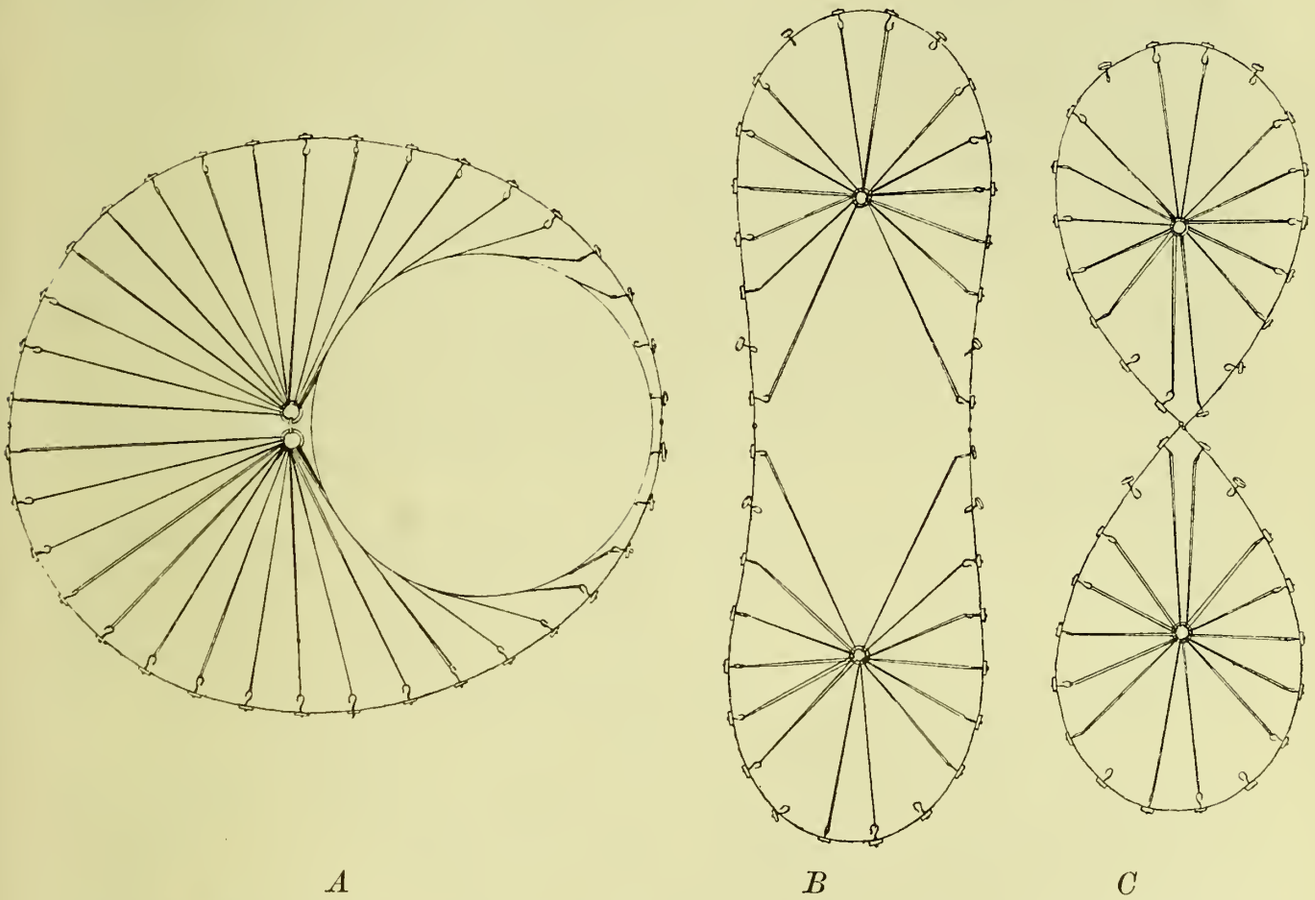


Fig. 274. Gumminetz, an zwei Stellen durch Öffnungen der Unterlage hindurch zusammengezogen. Es ist zwischen den beiden Zugenden eine Spindel entstanden; zu beiden Seiten der Spindel nimmt man eine starke Vergröfserung der im ruhenden Modell überall gleich grofsen Gummiringmaschen wahr. Photographie, 1/10 Originalgröfse, nach Rhumbler.

Kräfte des Zwischengebietes, die in Zelle und in dem magnetischen ungleichpoligen Felde vorhanden waren, sollen vorläufig aufser Betracht bleiben, um zunächst festzustellen, welchen Einfluſs die Longitudinalspannung der Strahlen auf den in seinen Einzelteilen verschiebbaren Inhalt des Zellleibes haben wird. Um hierbei auf leichter vorstellbaren Boden zu gelangen, kann das Martin Heidenhainsche Zellteilungsmodell dienen. Die Zellmembran wird in diesem Modell durch einen Stahlreifen dargestellt, der an zwei gegenüberliegenden Stellen je ein durch Schrauben festklemmbares Scharnier trägt; auf den zwischen den Scharnieren gelegenen Halbreifen sind in gleichen Abständen die Enden von einer für beide Halbreifen gleichen Zahl, etwa 15—17, Gummischnüren (man benutzt dazu zweckmäfsig langgezogene Gummiringe) angeheftet, die anderen Enden dieser Gummischnüre sind jeweils in einem die Sphäre vertretenden Springring vereinigt, so dafs im ganzen zwei Sphärenringe vorhanden sind, von denen als Zentrum aus je eine gleiche Zahl von in Longitudinalspannung befindlichen Gummischnüren radiär nach dem Zellmembranreifen hin ausstrahlen, an dem sie festgebunden sind. Stellt man nun zunächst die Scharniere fest und bindet die beiden Sphärenringe zusammen, um das ursprünglich einheitliche Mutterzentrosom zur Darstellung zu bringen, und schiebt man ferner, um den Kern und seine Wirkung in dem gespannten Radiensystem

zu veranschaulichen, eine entsprechend grofse Scheibe, einen kreisrunden Schachteldeckel etwa, zwischen diejenigen Gummischnüre, welche den Scharnieren zunächst liegen, so erhält man ohne weiteres eine von dem Modell selbsttätig herbeigeführte Lagerung der zusammengebundenen Sphärenringe und der Kernscheibe, die ganz derjenigen von Muttersphäre und Kern im Anfangsstadium der Zellteilung entspricht; die zusammengebundenen Sphärenringe liegen, wie die Muttersphäre in der Zelle dem Kern, der Kernscheibe dicht an und sind etwas aus dem Zentrum des Zellmembranreifen heraus nach einer Seite hin verschoben, während nach der entgegengesetzten Seite die Kernscheibe von dem Zentrum abgerückt erscheint. Das ganze System hat einen bilateral-symmetrischen Aufbau angenommen, dessen Symmetrieachse man erhält, wenn man sich durch die zusammengekoppelten Sphärenringe und den Mittelpunkt der Kernscheibe eine Gerade, die für die Zelle von Martin Heidenhain als Zellachse bezeichnet wird, gezogen denkt (Fig. 275 *A*).



A *B* *C*

Fig. 275. Das Heidenhainsche Zellteilungsmodell. *A* im Ausgangsstadium mit eingeschobener Kernscheibe, die zusammengekoppelten Sphärenringe sind exzentrisch nach links, die Kernscheibe ist in entgegengesetzter Richtung nach rechts geschoben. *B* Die Sphärenringe sind unter Längsstreckung des Modells in der Kernpolstellung angekommen, die Kernscheibe ist weggelassen. *C* Nach Lüften der Scharnierschrauben ist die Durchschnürung des Modells erfolgt. Nach M. Heidenhain.

Schneidet man jetzt die aneinandergebundenen Sphärenringe auseinander, um diesen Ringen die Möglichkeit zu geben, wie die aus der Teilung der Muttersphäre hervorgegangenen Tochtersphären der Zelle auseinanderzutreten, so bewegen sich nunmehr die Sphärenringe von ihrem früheren Platze aus um je einen Quadranten, um die Peripherie der Kernscheibe herum, und stellen sich an zwei entgegen-

gesetzten Polen der Kernscheibe, die sie selbst zwischen sich in die Mitte nehmen und jetzt auch in die Mitte des ganzen Membranreifen hineinschieben, in Ruhe auf; sie sind in der sogenannten „Kernpolstellung“ angekommen. Das Modell kopiert jetzt das Stadium der Zellteilung, in welchem sich die aus der Teilung der Muttersphären hervorgegangenen Tochtersphären, durch eine dem Modellversuch entsprechende Wanderung an zwei gegenüberliegende Pole des Kerns begeben haben, um hier die Rolle der Spindelpole für die Kernspindel zu übernehmen. Ein zwischen die Sphärenringe an Stelle der Kernscheibe eingebundenes Gumminetz würde in entsprechender Weise bei den geschilderten Modellvorgängen, bei welchen die Sphärenringe sich weiter voneinander entfernen, zu einer Spindelbildung auseinandergezogen werden. Schon in der jetzt vorliegenden Form hat sich das ganze Modell, entsprechend der Längsstreckung des Zellleibes, welche der Zellteilung voraufzugehen pflegt, in der Richtung der Spindelachse in die Länge gereckt. (Die Spindelachse steht senkrecht zur früheren Zellachse.) Gibt man hiernach die sich gegenüberliegenden und schon während der Längsstreckung des Modells einander nähergerückten Scharniere durch Lüften der Scharnierschrauben frei, so werden, unter weiterem Auseinandertreten der Sphärenringe und Eintreten jedes derselben in das Zentrum der an ihm befestigten Gummifäden, die seither sich gegenüberliegenden Scharniere bis zur direkten Berührung aneinandergepreſst, so daſs das Modell jetzt in zwei Hälften geteilt erscheint, von denen jede einen Sphärenring mit abstrahlenden Gummifäden besitzt; auch das Stadium der Zelltrennung ist demnach von dem Heidenhainschen Modell nach dem Freigeben der Scharniere selbsttätig in allem Wesentlichen bewegungs-bildlich kopiert worden; denn auch die an den Sphären aufgehängten Bestandteile der Tochterkerne würden durch die auseinandertretenden Sphären auseinandergezogen werden müssen.

R. Fick[1]) hat dem Heidenhainschen Modell den Vorwurf gemacht, daſs es durch seine Scharniere der Zweiteilung des Modells an den äquatoriellen Stellen schon im voraus Vorschub leiste, und es ist die Frage zu beantworten, wie man, wenn die Analogie zwischen Modell und Zelle gelten soll, die doppelte Gebrauchsart der Scharniere, erst Festklemmen, dann Freigeben derselben, motivieren kann.

Zur Demonstration der Teilung der Muttersphären und der Wanderung der Tochtersphären in die Kernpolstellung muſsten die Scharnierschrauben angezogen, zur Demonstration der Zelldurchschnürung muſsten die Schrauben gelüftet werden, d. h. der Widerstand des Zellmembranreifen muſste an der Einschnürungsstelle während der Durchteilung bedeutend herabgemindert werden. „Vermindert aber auch die Zellmembran während ihrer Einschnürung ihre Widerstandskraft an der Einschnürungsstelle?“, so müssen wir fragen, wenn die ganzen Vergleiche mit den Modellen eine stichhaltige Bedeutung haben sollen. „Oder existieren etwa in der Zelle sonstige, durch das Modell nicht wieder zu gebende Verhältnisse, welche die Membran zur Zeit der Sphärenteilung an der Einschnürung verhindern, dieselbe Einschnürung aber zur Zeit der Tochterzellentrennung gestatten?“

Beides ist der Fall, wie sich am leichtesten für kugelige Zellen

---

[1]) R. Fick: „Bemerkungen zu M. Heidenhains Spannungsgesetz.“ In Arch. f. Anat. u. Physiol., Anatom. Abt., 1897.

nachweisen läfst, aber auch für andere Zellen ohne Zweifel gilt. Die Kugel ist für jede gegebene Masse diejenige Form, welche die denkbar geringste Oberfläche besitzt; jeder Übertritt der Kugelform in eine andere beliebige Gestalt erfordert Oberflächenzusatz, also verlangt auch die während der Zellteilung auftretende Längsstreckung der Zelle und die Hervorbildung der Teilungsfurche Oberflächenzusatz; d. h. für den Fall, dafs die Zelle von einer Zellmembran umgeben ist, kann, ehe ein erhöhtes Zellmembranwachstum eingeleitet ist, die Einschnürung trotz der Longitudinalspannung der dizentrisch gruppierten Zellleibstrahlen nicht erfolgen. Das zur Erzeugung der Teilungsfurche erforderliche „gesteigerte Oberflächenwachstum“ ist aber nach Rhumbler erst zur Zeit der Spindelbildung ermöglicht. Zu diesem Zellmembranwachstum sind nämlich Stoffe, die der Kern zu liefern hat, notwendig, was sich daraus abnehmen läfst, dafs kernlose Fragmente ihre Defekte nicht zu regenerieren vermögen (cf. pag. 549), dafs sich nach Boveris [1]) Untersuchungen bei experimentell erzeugten polyzentrischen Furchungsmitosen, die eine überschüssige Zahl von Sphären besitzen, nur zwischen solchen Sphären eine echte Furche, also Zellscheidewand, bildet, die einen Kern zwischen sich haben, und dafs der Kern auch sonst sehr häufig nach der Stelle hin verlagert erscheint, wo ein deutlich bevorzugtes Membranwachstum statthat (cf. pag. 549). — Die zum Membranwachstum ersichtlich notwendigen Kernstoffe werden aber erst zur Zeit der Spindelbildung aus der in die Länge gereckten Kernspindel in einer zu dem gesteigerten Membranwachstum genügenden Menge herausgepreſst und verbreiten sich hier im Zellleibäquator zwischen den beiden Sphären, weil, wie das Netzmodell (Fig. 274) zeigt, die der Kernspindel zugehörigen Waben durch den dizentrischen Sphärenzug zusammengepreſst werden, während sich die um den Spindelbauch herumgelegenen Waben des äquatoriellen Gebietes aufblähen [2]), so dafs durch die Wabenwände passierbare Substanzen, — die ja schon angesichts des Zellmembranwachstums der ruhenden Zelle notwendig existieren müssen, — aus den Spindelwaben austreten und in die äquatorialen Zellleibwaben übertreten müssen.

In der Äquatorialebene werden die von dem Kern gelieferten Substanzen dann auf die Zelloberfläche treffen und hier das notwendige Wachstum einleiten, wie sich denn in zahlreichen Fällen hier zuerst eine stärker färbbare Substanz ringartig um den Zelläquator herumzieht, welche die erst später dichter werdende und dann nicht mehr besonders färbbare Teilungsmembran darstellt, und deren mechanische Wirkung man direkt mit der Scharnierwirkung im Heidenhainschen Modell vergleichen kann, da die jugendliche Zellmembransubstanz wohl ohne Sorge als weniger widerstandsfähig (gegen die zentripetalen Zugkräfte) angesehen werden darf als die älteren Membranteile. Das Scharnier am Heidenhainschen Modell und seine verschiedene Anwendung ist also dadurch gerechtfertigt, dafs vor der Ankunft der Tochtersphären in der Kernpolstellung die Zelloberfläche wegen noch zu geringer Gröfse dem dizentrischen Zuge nicht folgen kann, das

[1]) Th. Boveri: „Zur Physiologie der Kern- und Zellteilung.“ In Sitzungsber. d. physikal.-med. Gesellsch. zu Würzburg 1897. — Derselbe: „Über das Verhalten des Protoplasmas bei monozentrischen Mitosen.“ Ebenda 1903.

[2]) Vergl. hierzu Conklin: „Karyokinesis and cytokinesis in the maturation, fertilization and cleavage of Crepidula and other Gastropoda.“ In Journ. of the Academy of Philadelphia (2. ser.) Bd. 12, 1902, pag. 96 u. 97.

Scharnier demnach in dieser Periode im Modell festgestellt werden mufs, während nach der Spindeleinstellung die Zellmembran vermöge ihres jetzt ermöglichten gesteigerten Membranwachstums dem dizentrischen Zug zu folgen vermag, so dafs alsdann die Scharniere im Heidenhainschen Modell freizugeben sind. Das Zellteilungsmodell zeigt also in der Tat, dafs die Longitudinalspannung, die wir für die Zellleibstrahlen nach der Rhumblerschen Theorie in Anspruch genommen haben, den Ablauf der Cytokinese und die mit ihr verbundene Zelldurchschnürung mechanisch erklärbar erscheinen läfst.

Es fragt sich jetzt noch, ob es nicht einfacher wäre, mit Heidenhain [1]) anzunehmen, dafs die Zellleibstrahlen elastisch gespannte Fäden (von gleicher Ausgangsspannung bei gleicher Ausgangslänge) wären, als der Rhumbler'schen auf den Wabenbau begründeten komplizierteren Theorie Gehör zu geben.

Ganz abgesehen von allen anderen Unwahrscheinlichkeiten, die von anderen Seiten gegen die Heidenhainsche Annahme der Wirksamkeit elastischer Fäden in flüssiger Umgebung erhoben worden sind, könnten solche elastische Fäden innerhalb eines einheitlichen flüssigen interfilaren Mediums weder die Kernspindel hervorbilden noch den gebogenen Verlauf der in dem Polgebiet der Zelle vorhandenen Strahlen annehmen, der sehr häufig beobachtet wird (cf. R. Hertwig [2]), und auf dessen Ähnlichkeit mit den entsprechenden Strahlen magnetischer Kraftlinienspindeln (cf. Fig. 272 mit Fig. 273) neuerlich E. B. Wilson [3]) besonders aufmerksam gemacht hat. Das Heidenhainsche Modell versagt die Wiedergabe dieser Biegungen und die Spindelbildung, weil ihm die senkrecht gegen die Strahlen anpressenden Kräfte fehlen. In einer einheitlichen Flüssigkeit, die von allen Seiten gleichmäfsig auf ihre Einlagerungen drückt, müsssen elastisch gespannte Fäden immer zu geraden Linien werden. Haben wir dagegen, wie Rhumbler behauptet, in den radialen Gebieten longitudinal gespannte, nach Verkürzung strebende Alveolenpartien, in den interradialen Zellleibpartien dagegen ein aufquellendes Alveolenwerk vor uns, dessen Alveolenwände mit denjenigen der radialen Gebiete in direkter Kontinuität stehen, so mufs der Aufquellungsdruck des interradialen Alveolenwerks senkrecht gegen die nach Verkürzung strebenden Radialwaben anpressen, und man weifs sofort aus der Analogie mit den magnetischen Kraftlinienfiguren, wo ja auch die eine Längsspannung vertretenden Kraftlinien senkrecht gegen sie anpressende Widerstandskräfte zwischen sich haben, dafs unter solchen Umständen die Bildung der Kernspindel ebensowohl als die Polbiegung der Zellradien in einfacher Weise erklärt werden.

In Betreff weiterer Einzelheiten mufs auf Rhumblers Originalarbeiten verwiesen werden, wo man neben den genannten und dort ein-

---

[1]) M. Heidenhain: „Neue Untersuchungen über die Zentralkörper und ihre Beziehungen zum Kern- und Zellenprotoplasma." In Arch. f. mikroskop. Anat. 1894. — Derselbe: „Cytomechanische Studien." In Arch. f. Entwicklungsmech. 1895. — Derselbe: „Ein neues Modell zum Spannungsgesetz der zentrierten Systeme." In Verh. d. anatom. Ges. zu Berlin 1896. — Derselbe: „Neue Erläuterungen zum Spannungsgesetz der zentrierten Systeme." In Morphol. Arbeiten, herausgeg. von G. Schwalbe, Bd. 7, 1896.

[2]) R. Hertwig: „Über Kernteilung, Richtungskörperbildung und Befruchtung von Actinosphaerium Eichhornii." In Abhandl. d. Bayr. Akad. (II. Kl.) Bd. 19, 1898.

[3]) E. B. Wilson: „Experimental studies in Cytology." In Arch. f. Entwicklungsmech. Bd. 12 u. 13, 1901.

gehender entwickelten mechanischen Hauptfaktoren, neben der durch die Sphären bewirkten Strahlenkontraktion und neben dem Zelloberflächenwachstum also noch besondere Hilfsfaktoren abgeleitet finden wird, die dem Zellteilungsvorgang eine gröfsere Sicherung und durch besondere Ausbildung und mechanisch erklärbare Kombination einzelner Faktoren auch eine grofse, die verschiedene Formen verschiedenartiger Zellteilungen erklärende Variationsfähigkeit verleihen.

Wenn hiernach die Mechanik der während der Zellteilung auftretenden Gruppierungen, Transporte und Umlagerungen der verschiedenen Konstituenten des Zellleibes einer Erklärung zugänglich erscheinen wird, so existiert doch leider bis jetzt noch keine ähnlich durchgebildete Theorie für die Mechanik der komplizierten Umlagerungserscheinungen der Kernbestandteile. So sehr auch die Rhumblersche Theorie bereits auf fortgesetzte Stoffaustausche zwischen Kern und Zellleib während der Zellteilung hinweist; wie die karyokinetischen Figuren zu stande kommen, ist noch ganz unbekannt. Die Erscheinung, dafs der Kern durch das Auseinanderweichen der Sphären in die Länge gezogen und einfach durchgeschnürt wird, erscheint jedoch in ihrem Gesamtbild als ein einfacher Modus der Oberflächenvergröfserung des Kerns bei gleichbleibender Masse, und die darauf folgende Durchschnürung des Protoplasmas bedeutet das gleiche für den ganzen Zellkörper. Es ist die einfachste Form einer Korrektur des zwischen Oberfläche und Masse bei fortgesetztem Wachstum entstandenen Mifsverhältnisses, und gerade diese einfachste Form der Fortpflanzung dürfte einst der mechanischen Erklärung verhältnismäfsig die geringsten Schwierigkeiten in den Weg stellen.

Mit der Teilung der Zelle in zwei selbständige Zellen wird in den beiden Teilprodukten das Verhältnis von Oberfläche zu Masse wieder ein ganz anderes, als es in der grofsen Zelle vor der Teilung war. Die Folge davon ist, dafs sich auch die Stoffwechselverhältnisse wieder verändern werden, und dafs die Zelle wieder denselben Zustand annimmt, den die Mutterzelle hatte, als sie durch Teilung entstanden war und als selbständiges Individuum zu wachsen begann. Es wiederholt sich also von einer Zellteilung zur anderen derselbe Zyklus von Veränderungen, der durch das Wachstum des Zellkörpers und die dadurch veranlafsten Störungen im Stoffwechsel bedingt ist. Sind diese Veränderungen gering, so werden sie sich äufserlich in der Formbildung der Zelle, abgesehen von der Gröfsenzunahme, nicht besonders bemerkbar machen. Die Mehrzahl aller Zellen zeigt dieses Verhältnis, indem sie einfach wachsen und, wenn sie eine bestimmte Gröfse erreicht haben, sich teilen, und so fort. Wo dagegen die durch das Wachstum verursachten Stoffwechselstörungen bedeutender sind, da werden dieselben auch in einer Veränderung der äufseren Form des Zellkörpers zum Ausdruck kommen, und wir bekommen eine typische Entwicklung der Zelle. Eine grofse Anzahl der freilebenden einzelligen Organismen weist diese Erscheinung auf, und zwar besonders diejenigen, deren Zellkörper bei der Teilung nicht in zwei Hälften, sondern in eine gröfsere Anzahl von Teilen oder „Sporen“ zerfällt. Die Gröfsendifferenz der Spore und des ausgewachsenen Infusors ist allerdings ganz bedeutend. Daher müssen auch die Stoffwechselunterschiede ganz bedeutend sein, und es bedarf einer längeren Entwicklung, bis die Spore sich wieder zu einem ausgewachsenen Infusor ausgebildet hat.

So läfst sich die Entwicklung der Zelle, die periodische Wiederkehr eines und desselben Zyklus von Formveränderungen von einer Zellteilung bis zur anderen, von einer Sporenbildung bis zur anderen als ein Ausdruck der Veränderungen betrachten, welche durch das Wachstum im Stoffwechsel der Zelle hervorgerufen werden. Freilich müssen sich während des Wachstums bei der engen Korrelation aller Zellteile unter sich und mit den Faktoren des Mediums noch unzählige andere, sowohl chemische als physikalische Momente herausbilden, die sämtlich wieder mit eingreifen, um die Veränderungen der Zellenform zu unterstützen und zu befördern. Aber als fundamentale Ursache aller dieser Veränderungen brauchen wir keinen anderen Faktor anzunehmen als das Wachstum. Das Wachstum allein genügt, um die zyklische Folge von Formveränderungen mechanisch verständlich zu machen, die wir Entwicklung nennen. Das Wachstum ist das Grundphänomen des Formwechsels.

* * *

b. Entwicklungsmechanik.

Eine Frage, welche die Entwicklung des vielzelligen Organismus durch fortgesetzte Teilung aus der Eizelle betrifft, ist in neuerer Zeit Mittelpunkt lebhafter Erörterungen geworden. Das ist die Frage: Wie kommt die Teilung einer Zelle in zwei ungleiche Hälften zu stande, eine Tatsache, welche die Grundbedingung für die Entwicklung jedes differenzierten Zellenstaates bildet? Diese Frage, die von fundamentaler Bedeutung für das Verständnis der Entwicklung aller höheren Organismen ist, wird auf zwei sehr verschiedene Weisen beantwortet. Die Ansicht einer Reihe von Forschern schliefst sich im grofsen ganzen der Theorie von His[1]) über die „organbildenden Keimbezirke“ an. Roux[2]) und Weismann[3]) folgen, wenn auch mit einigen Modifikationen, dieser Ansicht, welche besagt, dafs bereits in der Eizelle verschiedene Bezirke vorhanden sind, die bei der fortgesetzten Teilung auf verschiedene Teilzellen übertragen werden, und deren jeder das Material für die Entwicklung ganz bestimmter Gewebe und Organe liefert. Mit anderen Worten: Die Anlagen für die verschiedenen Körperteile des fertigen Organismus sind bereits in verschiedenen Teilen des Eies getrennt nebeneinander. Die Hauptstütze dieser Ansicht bilden die Experimente, welche Roux am Froschei angestellt hat, bei denen er beobachtete, dafs sich nach künstlicher Zerstörung einer der beiden ersten Furchungszellen aus der anderen zunächst nur Hemiembryonen entwickelten, d. h Embryonen, denen die eine Körperhälfte ganz fehlte, dafs freilich die fehlende Hälfte später durch „Postgeneration“ wie Roux sich ausdrückt, nachgebildet werden kann. Dem steht die Ansicht einer anderen Reihe von Experimentatoren, vor allem von Pflüger[4]), O. Hertwig[5]) und Driesch[6]) gegenüber, welche die Existenz „organ-

[1]) W. His: Unsere Körperform und das physiologische Problem ihrer Entstehung. Briefe an einen befreundeten Naturforscher.“ 1874.

[2]) Roux: „Gesammelte Abhandlungen über Entwicklungsmechanik der Organismen.“ Leipzig 1895.

[3]) Weismann: „Das Keimplasma. Eine Theorie der Vererbung.“ Jena 1892.

[4]) Pflüger: Über den Einfluſs der Schwerkraft auf die Teilung der Zellen.“ In Pflügers Arch. Bd. 31, 32, 34.

[5]) O. Hertwig: „Die Zelle und die Gewebe.“ Jena 1892. — Derselbe: „Über den Wert der ersten Furchungszellen für die Organbildung des Embryo. Experimentelle Studien am Frosch- und Tritonei.“ In Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 42, 1893.

[6]) Driesch: „Entwicklungsmechanische Studien. I. Der Wert der beiden ersten

bildender Keimbezirke“ in der Eizelle leugnen und sich vorstellen, dafs die Differenzierung der gleichartigen Eizelle in verschiedenartige Teilzellen lediglich durch die Einwirkung äufserer Faktoren auf die verschiedenen im Ei enthaltenen Stoffe herbeigeführt wird. So wirkt z. B. bei Eiern, die, wie das Froschei, verschieden schwere Substanzen — im Froschei findet sich eine weifse, dotterreichere und eine pigmentierte, protoplasmareichere — enthalten, die Schwerkraft in der Weise, dafs sie sich polar differenzieren, so dafs die schwerere Substanz unten, die leichtere oben zu liegen kommt und bei Drehung des Eies immer wieder in diese Lage zurückkehrt. Bei der ersten Teilung des Eies wird diese polar differenzierte Zelle durch eine senkrechte Furche in zwei gleiche Hälften geteilt, von denen jede gleich viel weifse und schwarze Substanz enthält. Brachte Pflüger aber Froscheier in eine abnorme Lage und fixierte sie darin, so wurden die Eier bei der Furchung häufig in zwei ganz ungleiche Teile gefurcht, von denen der eine vorwiegend die helle, der andere die dunkle Masse enthielt, und trotzdem entwickelten sich normale Larven daraus. Der Inhalt des Eies kann also nicht schon so differenziert sein, dafs sich aus jedem Teil nur gewisse Organe entwickeln können, vielmehr müssen im Ei die verschiedenen Bezirke noch durchaus gleichwertig sein für die spätere Entwicklung. Dafür spricht übrigens schon von vornherein die von Hertwig beobachtete Tatsache, dafs sogar einzelne kleine Stücke der Eizelle, wenn sie nur lebensfähig sind und befruchtet werden, sich zu ganzen Individuen entwickeln. Gegenüber den Beobachtungen von Roux stellte ferner Driesch an Seeigeleiern fest, dafs aus jeder der zwei, vier oder acht ersten Furchungszellen, wenn er sie durch Schütteln voneinander isoliert hatte, sich stets vollkommene Individuen entwickelten, die sich nur durch ihre geringere Gröfse von den normalen unterschieden, eine Tatsache, die übrigens seitdem von zahlreichen Beobachtern an verschiedenen Tierarten, unter anderen auch von O. Hertwig an Roux' eigenem Versuchsmaterial, dem Froschei, bestätigt worden ist. Dafs sich ferner aus den einzelnen durch die Teilung der Eizelle entstehenden Furchungszellen durchaus nicht ganz bestimmte Teile oder Organe des Embryo entwickeln, konnten Driesch und Hertwig im Verfolg des bereits von Pflüger angestellten Versuches noch auf andere Weise zeigen, indem sie, wie Pflüger, Froscheier zwischen zwei Glasplatten so einklemmten, dafs sich die aus der Teilung hervorgehenden Zellen nur in einer Ebene lagern konnten, statt in einem kugeligen Haufen, dafs also eine ganz abnorme Verlagerung der Furchungszellen gegeneinander eintrat. Trotzdem entwickelten sich daraus vollständig normale Embryonen. Aus dieser Tatsache müssen wir notwendig den Schlufs ziehen, dafs die einzelnen bei der Furchung entstehenden Teilzellen keine bestimmten Organanlagen repräsentieren, und dafs auch in der Eizelle mithin keine „organbildenden Keimbezirke“ vorhanden sein können.

Fassen wir die Gegensätze, die sich in beiden, noch immer unvermittelt gegenüberstehenden Theorien aussprechen, kurz zusammen, so ist die Vorstellung von Weismann und Roux im wesentlichen nichts

---

Furchungszellen in der Echinodermenentwicklung. Experimentelle Erzeugung von Teil- und Doppelbildungen.“ In Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 53, 1892. — Derselbe: „Zur Verlagerung der Blastomeren des Echinideneies.“ In Anatom. Anzeiger Nr. 10 u. 11, 1893.

anderes als die alte, hier mehr, dort weniger klare Präformationslehre, wie sie zur Zeit Haller's blühte, nur in etwas modernerem Gewande, während die Ansicht von Pflüger, Hertwig und Driesch den Standpunkt der Epigenesislehre Caspar Friedrich Wolffs repräsentiert, wie ihn in der neueren Entwicklungsgeschichte vor allem Haeckel stets mit grofser Entschiedenheit vertreten hat. In diesem Gegensatze sind beide Lehren unvereinbar miteinander. Allein, es kann keinem Zweifel unterworfen sein, dafs die Tatsachen durchaus gegen eine Präformation organbildender Keimbezirke in der Eizelle sprechen, wie sie namentlich Weismann und De Vries[1]) in minutiösester Form angenommen haben. Die Tatsache, dafs auch kleine Stücke einer Eizelle, ferner die isolierten Furchungshälften und -Viertel noch einen normalen vollständigen Organismus von entsprechend geringerer Gröfse liefern, sowie dafs bei der Verlagerung der Furchungskugeln Tiere mit völlig normaler Lagerung der Organe entstehen, liefert uns den Beweis dafür, dafs die verschiedenen Partien der Eizelle für die Entstehung der aus ihr hervorgehenden Zellen, Gewebe und Organe noch durchaus gleichwertig sein müssen, und dafs von einer lokalisierten Präformation bestimmter Anlagen in der Eizelle nicht die Rede sein kann; mag man nun blofs 10, 100 oder 1000 Anlagen, wie Roux, oder mehrere Billionen annehmen, das ist schliefslich gleichgültig[2]). Während ferner die Theorie von Weismann und Roux die Ursachen für die Entstehung differenzierter Tochterzellen aus der Teilung des Eies in der Eizelle selbst sucht, findet sie die Vorstellung von Pflüger und Hertwig vorwiegend in den von aufsen her auf die Zelle einwirkenden Faktoren. Während nach der einen Ansicht die Zellen sich aus inneren Gründen in ungleiche Teilprodukte teilen, sind es nach der anderen Meinung wesentlich äufsere Momente, welche die Ungleichheit der Zellen bei fortgesetzter Teilung erzeugen. Hier haben zweifellos beide Ansichten recht, und hier ist der Punkt, wo eine Vereinbarung möglich ist.

Nach unserer oben entwickelten Vorstellung vom Mechanismus der Entwicklung und Fortpflanzung der einzelnen Zelle auf Grund der

---

[1]) De Vries: „Intrazellulare Pangenesis." Jena 1889.

[2]) Da Roux sich in neuerer Zeit dagegen verwahrt, zu den Präformisten gerechnet zu werden, was nicht blofs von mir, sondern sogar von zahlreichen (ich vermute den meisten) Forschern seines eigenen Spezialgebietes geschehen ist, so möchte ich, um ihm in keiner Weise unrecht zu tun, diese Erklärung nicht unerwähnt lassen, mufs aber gleichzeitig bemerken, dafs ich mich auf Grund seiner eigenen Arbeiten mit gutem Gewissen nicht habe entschliefsen können, mein obiges Urteil zu ändern und seine Erklärung für mich anzunehmen. Da es ferner, wie Roux selbst zugesteht, „zur Zeit wohl nur wenige Autoren gibt, die seine Ansichten richtig kennen", so bleibt mir, um dem Leser die Möglichkeit eines selbständigen Urteils über Roux' hierher gehörige Ansichten zu geben, nichts anderes übrig, als die eigenen Worte von Roux zu zitieren, in denen sein Standpunkt zu Tage tritt. In Virchows Arch. Bd. 114, 1889, sowie in den Verhandlungen der anatomischen Gesellschaft zu Wien 1892 fafst Roux das Ergebnis seiner Experimente und Spekulationen zusammen und erklärt, dafs „die Furchung den die direkte Entwicklung des Individuums vollziehenden Teil des Keimmaterials, insbesondere das Kernmaterial, quantitativ scheidet und mit der dabei stattfindenden Anordnung dieser verschiedenen gesonderten Materialien daher zugleich die Lage der späteren differenzierten Organe des Embryo bestimmt". „Für sie gilt His' Prinzip der organbildenden Keimbezirke; für sie wurde nachgewiesen, dafs die Gastrulation eine Mosaïkarbeit ist." Der Leser, welcher mit den Begriffen der Präformation und Epigenese vertraut ist, wird hiernach leicht selbst ermessen können, inwieweit Roux Präformist ist und inwieweit nicht. Im übrigen verweise ich bezüglich der kritischen Würdigung des Standpunktes und der eigenartigen Gepflogenheiten von Roux auf die Kritik, die ihm O. Hertwig gewidmet hat in seinen: „Zeit- und Streitfragen in der Biologie, Heft 2: Mechanik und Biologie". Jena 1897.

durch das Wachstum entstehenden Stoffwechselveränderungen liegt es auf der Hand, dafs innere und äufsere Ursachen der Formveränderung sich überhaupt nicht voneinander trennen lassen. Die gesamte Formbildung und Formveränderung ist danach ein Kompromifs, eine Wechselwirkung zwischen den innerhalb und den aufserhalb der Zelle gelegenen Faktoren. Dadurch, dafs die Zelle infolge der charakteristischen Beschaffenheit ihrer lebendigen Substanz die innere Fähigkeit besitzt, von aufsen Stoffe in sich aufzunehmen und Stoffe von innen nach aufsen abzugeben, ist schon in dem elementaren Lebensvorgang, dem Stoffwechsel selbst, ein Kompromifs zwischen inneren und äufseren Momenten gegeben, ohne den das Leben der Zelle nicht möglich ist. Indem die Zelle aber sonst bei gleichbleibenden äufseren Bedingungen infolge der inneren Zusammensetzung ihrer lebendigen Substanz wächst, werden dadurch wieder die Beziehungen mit den äufseren Faktoren verändert, so dafs dieselben jetzt in anderer Weise einwirken als vorher. So wird in jedem Zeitmoment ein anderer Kompromifs zwischen Zelle und Medium, zwischen inneren und äufseren Faktoren geschlossen, dessen Ausdruck die Veränderung, die Entwicklung und schliefslich die Fortpflanzung der Zelle ist. Hiernach ist es klar, dafs wir weder sagen können: die Veränderung der Zelle oder die Abänderung ihrer Teilungsprodukte sei allein die Folge ihrer inneren Beschaffenheit, noch auch: sie sei allein die Wirkung äufserer Faktoren. Wir können nur sagen: die Entwicklung und Fortpflanzung der Zelle ist ein Ausdruck der durch das Wachstum bedingten Veränderungen in den Wechselbeziehungen zwischen Zelle und Medium.

Das fundamentale Unterscheidungsmoment zwischen der einzelnen freilebenden Zelle und der sich zum Zellenstaat entwickelten Eizelle liegt ganz allein darin, dafs bei der Entwicklung der Eizelle die aus dem Teilungsprozefs hervorgehenden Tochterzellen miteinander im Zusammenhang bleiben, während sich die bei der Teilung des einzelligen Organismus entstehenden Tochterzellen sofort nach der Teilung voneinander trennen. Beim einzelligen Organismus machen daher die Wechselbeziehungen zwischen Zelle und Medium immer nur wieder denselben kurzen Zyklus von Veränderungen durch; bei der Teilung der Eizelle dagegen ändern sich die Wechselbeziehungen zwischen Zelle und äufseren Faktoren mit jeder der schier unzählbaren Teilungen wieder in ganz neuer Weise. Daher kommt es, dafs die Eizelle bis zur Entwicklung des vielzelligen Organismus eine so ungeheuer lange Reihe von Formveränderungen durchlaufen mufs, während der einzellige Organismus entweder eine kaum merkbare Entwicklung oder doch nur einen kurzen Kreis von Veränderungen durchzumachen braucht. Läfst das Wachstum im vielzelligen Organismus allmählich nach, so erfahren die Zellen auch immer weniger Formveränderungen, und manche Gewebezellen, wie z. B. die Ganglienzellen, die im fertigen Organismus zum Teil überhaupt nicht mehr wachsen, bleiben anscheinend ganz unverändert; sie teilen sich nicht mehr und differenzieren sich nicht weiter. In Wirklichkeit hört indessen, wie wir a. a. O.[1]) sahen, die Entwicklung überhaupt nie ganz auf bis zum Tode; nur treten später die Veränderungen so überaus langsam auf und sind verhältnismäfsig so gering, dafs wir sie nur innerhalb langer

[1]) Vergl. pag. 363.

Zeiträume bemerken. In diesem scheinbar stationären Zustande sind die Gewebezellen wieder mehr jenen einzelligen lebenden Organismen ähnlich, die noch keine wahrnehmbare Entwicklung haben: bei beiden ändern sich die Wechselbeziehungen zwischen inneren und äufseren Faktoren nur in unmerklicher Weise, indem sie bei den Gewebezellen zu langsam verlaufen, bei den Einzelligen zu gering sind und immer wieder zu ihrem Anfangspunkt zurückkehren. Bei beiden nehmen wir daher keine wesentlichen Formveränderungen wahr.

Aus dieser Überlegung geht hervor, wie verkehrt es ist, wenn man aus der Tatsache, dafs sich die kleine Eizelle zu einem so erstaunlich komplizierten Zellenbau differenziert, die Vorstellung herleiten will, dafs die lebendige Substanz der Eizelle gegenüber der jeder anderen Zelle, sowohl jedes einzelligen Organismus wie jeder Gewebezelle, sich durch eine ganz undenkbar feine und komplizierte Struktur auszeichnen müsse. Diese Vorstellung, auf die man ziemlich häufig stöfst, ist aber ebenfalls weiter nichts als noch ein heimlicher Rest der Präformationslehre und, wie wir sahen, ebenso überflüssig wie unberechtigt; denn die Entwicklung und Differenzierung des Zellenstaates aus der Eizelle beruht lediglich auf den mit dem kontinuierlichen Zellwachstum, mit jeder Zellteilung sich fortwährend weiter verändernden Wechselbeziehungen zwischen der lebendigen Substanz der Zellen und den äufseren Faktoren. Das Wachstum ist die Ursache aller Entwicklung überhaupt, sowohl der einzelnen Zelle als des ganzen Zellenstaates, und wir können diese fundamentale Tatsache kaum besser ausdrücken als mit den Worten des Altmeisters der Entwicklungsgeschichte selbst, mit den Worten, in denen einst Karl Ernst v. Baer[1]) das allgemeinste Ergebnis seiner Studien über die Entwicklungsgeschichte der Tiere zusammenfafste: „Die Entwicklungsgeschichte des Individuums ist die Geschichte der wachsenden Individualität in jeglicher Beziehung.“

Fassen wir unsere Erörterungen über die Mechanik der Entwicklung in einem übersichtlichen Bilde zusammen, so kommen wir zu folgender Vorstellung. Die sich entwickelnde Zelle repräsentiert, wie jede Zelle, einen Tropfen lebendiger Substanz, der durch einen ganz bestimmten Stoffwechsel charakterisiert ist. Dieser Stoffwechsel ist der Ausdruck der Wechselbeziehungen, welche zwischen dem Medium mit seinen einzelnen Faktoren einerseits und der Zelle mit ihren mannigfachen Inhaltsdifferenzierungen anderseits bestehen. Indem die Zelle wächst, ändern sich notwendigerweise die Wechselbeziehungen zwischen dem Medium und der Zelle, weil sich das Verhältnis von Oberfläche und Masse der lebendigen Substanz mehr und mehr verschiebt. Infolgedessen finden wir auch eine Veränderung des Stoffwechsels. Wir haben also in der wachsenden Zelle eine kontinuierliche Aufeinanderfolge verschiedener Stoffwechselzustände in ganz allmählichem Übergang, in der Weise, dafs jeder folgende Zustand mit Notwendigkeit aus dem vorhergehenden resultiert. Da die Form, wie überall in der Körperwelt, unter anderem eine Funktion des Stoffes ist, so ist es erklärlich, dafs sich mit der Veränderung des Stoffwechsels auch die Form der Zelle unter Umständen verändern wird, und so haben wir Hand in Hand gehend mit der Aufeinander-

[1]) Karl Ernst v. Baer: „Über die Entwicklungsgeschichte der Tiere. Beobachtung und Reflexion.“ Erster Teil. Königsberg 1828.

folge verschiedener Stoffwechselzustände auch eine kontinuierliche Aufeinanderfolge verschiedener Formzustände, mit anderen Worten: wir haben eine Entwicklung. Es ergibt sich daraus, dafs die Entwicklung der Zelle eine wirkliche „Epigenese“ ist, im Sinne Caspar Friedrich Wolffs, d. h. eine Aufeinanderfolge immer neuer Formzustände, nicht ein deutlicheres Hervortreten schon vorher präformierter, aber noch nicht wahrnehmbarer Strukturdifferenzierungen der lebendigen Substanz. Je nach dem Grade der Veränderungen in den Wechselbeziehungen zwischen Medium und Zelle wird aber die Formveränderung in einem Falle weniger, im anderen Falle mehr zum Ausdruck kommen, am meisten in den Fällen, wo sich die Beziehungen zwischen Zelle und Medium rapide und andauernd ändern, indem die infolge des Wachstums sich teilenden Zellen im Zusammenhange miteinander bleiben und gegenseitig aufeinanderwirken, wie bei der Entwicklung des Zellenstaates der Pflanzen und Tiere aus der Eizelle.

c. Struktur und Flüssigkeit.

Wir haben an einer anderen Stelle besonderen Wert darauf gelegt, dafs die lebendige Substanz im wesentlichen die Eigenschaften einer Flüssigkeit besitzt. Bei der Formbildung spielt aber noch ein anderes Moment eine bedeutende Rolle, das ist ihre Struktur. Da es auf den ersten Blick scheinen könnte, als ob Struktur und Flüssigkeit zwei Dinge sind, die sich gegenseitig ausschliefsen, so wird es zweckmäfsig sein, erst kurz auf diese Frage einzugehen [1]).

Wenn wir unter Struktur eine bestimmte gegenseitige Anordnung der kleinsten Teilchen verstehen, aus denen eine Substanz zusammengesetzt ist, so liegt das Grunderfordernis für die Existenz einer Struktur in der gegenseitigen Gruppierung bestimmter Teilchen. Nur wo sich gewisse Teilchen gegenseitig gruppieren, kann von einer Struktur die Rede sein. Diese Forderung ist aber nicht blofs im festen Körper erfüllt, sondern in gewissem Mafse auch in der Flüssigkeit; denn auch in der Flüssigkeit ordnen sich die einzelnen Teile untereinander in bestimmter Weise. Der Unterschied in der Struktur der Flüssigkeiten und festen Körper ist in Wirklichkeit nur ein gradueller und hängt, da unmerkliche Übergänge zwischen flüssigen und festen Substanzen bestehen, ganz von dem Konsistenzgrade ab. Er besteht im wesentlichen darin, dafs die Moleküle, je fester ein Körper ist, in um so engeren Grenzen sich bewegen. Die Bewegung ist am beschränktesten in den härtesten Körpern, am freiesten in den dünnsten Flüssigkeiten, bei denen die Bewegung schon der Molekularbewegung der Gase gleichkommt, die bekanntlich so ungebunden ist, dafs sich die Moleküle gegenseitig stofsen. Zwischen den Grenzen sehr dünner Flüssigkeiten und sehr harter Körper schwankt auch die Festigkeit der Struktur, die um so gröfser wird, je härter ein Körper ist. In der Tat besteht schon in jeder einfachen Lösung eine gewisse Molekularstruktur. Legen wir z. B. in ein Gefäfs mit destilliertem Wasser einen reinen Salzkristall, so löst sich derselbe nach einiger Zeit auf, und die Salzmoleküle verteilen sich durch Diffusion gleichmäfsig in der Flüssigkeit, so dafs in jedem kleinsten Volumen der Flüssigkeit der gleiche

[1]) Verworn: „On the relation between the form and the metabolism of the cell.“ In Science Progress N. S. Vol. 1, Nr. 3, 1897.

Prozentsatz an Salzmolekülen enthalten ist. Es tritt also eine bestimmte Anordnung unter den Molekülen des Salzes und denen der Flüssigkeit ein, und jedes Salzmolekül gruppiert um sich eine bestimmte Anzahl von Wassermolekülen. Der Unterschied in dieser Gruppierung oder Struktur zwischen der beweglichen Flüssigkeit und dem festen Körper ist nur der, dafs bei der freien Bewegung der Moleküle in der Flüssigkeit fortwährend Moleküle aus dieser Gruppierung herausgerissen und durch andere verdrängt werden, so dafs die Struktur fortwährend zerstört und wieder neu gebildet wird, während sie im festen Körper, wo die Bewegung der Moleküle eine beschränkte ist, lange Zeit ungestört bestehen kann. Diese fortwährende Neubildung der Struktur in der Flüssigkeit ist aber von fundamentaler Bedeutung für die lebendige Substanz; denn nur wo die Möglichkeit des fortwährenden Aus- und Eintritts von Molekülen gegeben ist, kann ein Stoffwechsel bestehen, ohne den ja keine lebendige Substanz denkbar ist. Aber dieser fortwährende Wechsel der Moleküle verhindert nicht, dafs auf Grund der betreffenden Molekül- und Atomgruppierungen in der lebendigen Substanz an gewissen Stellen dauernde Formdifferenzierungen zu stande kommen. Ebenso wie ein Wasserstrahl oder eine Gasflamme dauernd eine ganz bestimmte Form haben kann, obwohl es in keinem Augenblick dieselben Moleküle sind, welche die Form bilden, wie im Augenblick vorher, ebenso kann auch die lebendige Substanz trotz ihrer flüssigen Natur gewisse dauernde Formdifferenzierungen zeigen, die so lange bestehen, wie die Ursache für die bestimmte Gruppierung der Moleküle und Atome die gleichen bleiben.

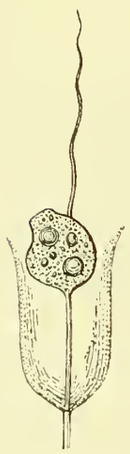


Fig. 276. Poteriodendron. Ein einzelnes Individuum eines Stockes. Der Zellkörper sitzt, auf einem Myoïdfaden befestigt, in einem glockenförmigen Kelch und schlägt mit seiner Geifsel.

Diese Überlegung ist von grofser Wichtigkeit, denn sie eröffnet uns das Verständnis für die allgemeinen Erscheinungen der Formbildung der lebendigen Substanz. Die anscheinend paradoxe Tatsache, dafs die lebendige Substanz, obwohl sie in fortwährendem Wechsel ihrer Stoffe begriffen ist, dennoch in vielen Fällen eine dauernde und oft aufserordentlich komplizierte Form besitzen kann, erklärt sich hiernach ohne weiteres. Denken wir uns z. B. eine Zelle mit verschiedenartigen Differenzierungen, etwa eine Zelle, die, wie das Geifselinfusorium Poteriodendron aufser ihrem Kern noch eine Geifsel und einen kontraktilen Myoïdfaden besitzt (Fig. 276), so sind hier in jeder der einzelnen Differenzierungen die Teilchen in besonderer Weise angeordnet, im Kern anders als an der Oberfläche des Protoplasmas, in der Geifsel anders als im Myoïdfaden etc. Aber dennoch treten einerseits aus allen diesen einzelnen Differenzierungen fortwährend Atome und Atomgruppen in bestimmter Richtung aus, und anderseits treten in die Differenzierungen fortwährend neue Atome und Moleküle hinein, so dafs die Struktur ununterbrochen zerstört und wieder gebildet wird. Es ist also ein fortwährender Stoffstrom da, der äufserst kompliziert, in den verschiedenen Differenzierungen verzweigt und in seinen Teilen ganz verschieden zusammengesetzt ist. Dieser Stoffstrom ist der Ausdruck der komplizierten Stoffwechselbeziehungen zwischen den einzelnen Teilen des Zellkörpers, und er ist es, welcher gerade

die eine, ganz bestimmte, eigentümliche Form einer bestimmten Zelle bedingt. Nur wenn bestimmte Atome immer wieder zur rechten Zeit an der nötigen Stelle sind, kann sich die Struktur immer wieder herstellen und dauernd erhalten. Hört der Stoffstrom auf, so zerfallen die Moleküle, und die bestimmte Gruppierung löst sich auf. Solange dagegen der Stoffstrom ununterbrochen dauert, so lange fügen die einzelnen Moleküle und Atome durch Anziehung immer wieder die nötigen Teilchen ein, und die Struktur bleibt bestehen; ändert sich aber der Stoffstrom in Richtung und Zusammensetzung seiner Teilchen, so mufs sich auch die Form der Zelle und ihrer Differenzierungen ändern, und wir haben eine Entwicklung.

Den Vergleich der Lebenserscheinungen mit einer Flamme haben wir schon in mehrfacher Hinsicht als sehr treffend erprobt. Auch hier ist er geeignet, uns das Verhältnis zwischen Formbildung und Stoffwechsel in besonders anschaulicher Weise klar zu machen. Die Schmetterlingsfigur einer Gasflamme hat eine sehr charakteristische Formdifferenzierung. Im unteren Teil der Flamme herrscht noch völlige Dunkelheit, darüber erhebt sich zu beiden Seiten schmetterlingsflügelartig ausgebreitet die helle leuchtende Fläche. Diese eigentümliche Form der Flamme mit ihrer charakteristischen Differenzierung, die dauernd bestehen bleibt, solange wir die Stellung des Gashahns und die Verhältnisse der Umgebung nicht verändern, rührt lediglich davon her, dafs an den einzelnen Stellen der Flamme die Gruppierung der Leuchtgas- und Sauerstoffmoleküle eine ganz bestimmte ist, obwohl die Moleküle selbst in jedem Zeitdifferential wechseln. An der Basis der Flamme sind die Leuchtgasmoleküle noch dicht gedrängt, denn der zum Verbrennen nötige Sauerstoff kann nicht dazwischen treten, weil er bereits von den äufseren Teilen der Flamme abgefangen wird; infolgedessen herrscht hier noch Dunkelheit. In der grofsen Flammenfläche dagegen liegen die Leuchtgasmoleküle mit den Sauerstoffmolekülen der Luft gerade in einem solchen Zahlenverhältnis zusammen, dafs eine lebhafte Verbrennung stattfindet. Der Stoffwechsel der Flamme zwischen dem zuströmenden Gase und der umgebenden Luft ist aber so geregelt, dafs an derselben Stelle immer wieder dieselben Moleküle in derselben Zahl zusammentreffen. Infolgedessen behalten wir auch dauernd dieselbe Flammenform mit ihrer Differanzierung. Ändern wir aber den Stoffstrom ab, indem wir weniger Leuchtgas ausströmen lassen, so ändert sich auch die Form der Flamme, weil jetzt mit dem Gasdruck die gegenseitige Lagerung der Leuchtgas- und Sauerstoffmoleküle verändert wird. So liefert uns die Betrachtung der Leuchtgasflammenform bis in die Einzelheiten genau dieselben Verhältnisse, wie wir sie für die Formbildung der Zelle als mafsgebend gefunden haben.

Eine andere interessante Gruppe von Formbildungserscheinungen wird unter diesen Gesichtspunkten ohne weiteres klar, das sind die Erscheinungen der Regeneration. Schneiden wir eine Zelle, am besten eine mit recht charakteristischen Oberflächendifferenzierungen versehene Infusorienzelle, wie sie z. B. der zierliche Stentor Roeselii vorstellt, in zwei Stücke, aber so, dafs jedes Stück einen Teil des Kerns mitbekommt und somit noch den Wert einer Zelle besitzt, so regeneriert, wie wir bereits a. a. O.[1]) gesehen haben, in

[1]) Vergl. pag. 66.

kurzer Zeit jedes der beiden Stücke die ihm fehlenden Teile. Die Wundstelle der Teilstücke schliefst sich, und der untere Teil der Stentorenzelle ordnet seine Substanz alsbald wieder so an, dafs ein neues Peristom mit der charakteristischen Wimperspirale und einer Mundöffnung entsteht, während sich der obere Teil in die Länge zieht, so dafs sich ein neues Fufsstück entwickelt, mit dem sich der neue Stentor wieder anheftet. So entsteht durch Anlagerung von Teilchen aus dem Innern des Körpers an die Wundstelle aus jedem Teilstück in kurzer Zeit wieder ein vollständiger Stentor (Fig. 277). Diese Tatsache der Regeneration ist jetzt sehr leicht verständlich. Da in den mit Struktur versehenen Formendifferenzierungen der Zelle jedes Teilchen nur ganz bestimmte andere Teilchen anzieht und festhält und bei Absprengung derselben im Stoffwechsel sofort wieder die entsprechenden Teilchen von neuem anzieht und fesselt, so müssen die Teilchen in der Wundstelle, welche durch den Schnitt von ihren Nachbarn getrennt sind, sofort wieder entsprechende Teilchen, wenn sie ihnen zur Verfügung stehen, an sich ziehen und anlagern. Da aber der Stoffwechsel keine tödliche Störung erfahren hat durch die Teilung, werden ihnen nach wie vor durch den Stoffstrom die nötigen Teilchen zugeführt, und so kann sich ein Teilchen nach dem anderen anlagern, wie es die eigentümliche Beschaffenheit eines jeden erfordert. Ist der Stoffwechsel dagegen unheilbar geschädigt worden bei der Teilung, so ist die Regeneration nicht mehr möglich, weil dann die nötigen Moleküle und Atome nicht mehr produziert und an die nötige Stelle gebracht werden. Deshalb finden wir ganz allgemein ohne jegliche Ausnahme überall die fundamentale Tatsache, dafs kernlose Teilstücke einer Zelle, d. h. Teilstücke, bei denen eine tödliche Störung des Stoffwechsels eingetreten ist, obwohl sie unter Umständen noch tagelang Lebenserscheinungen zeigen können, dennoch die verlorenen Teile nicht mehr regenerieren.

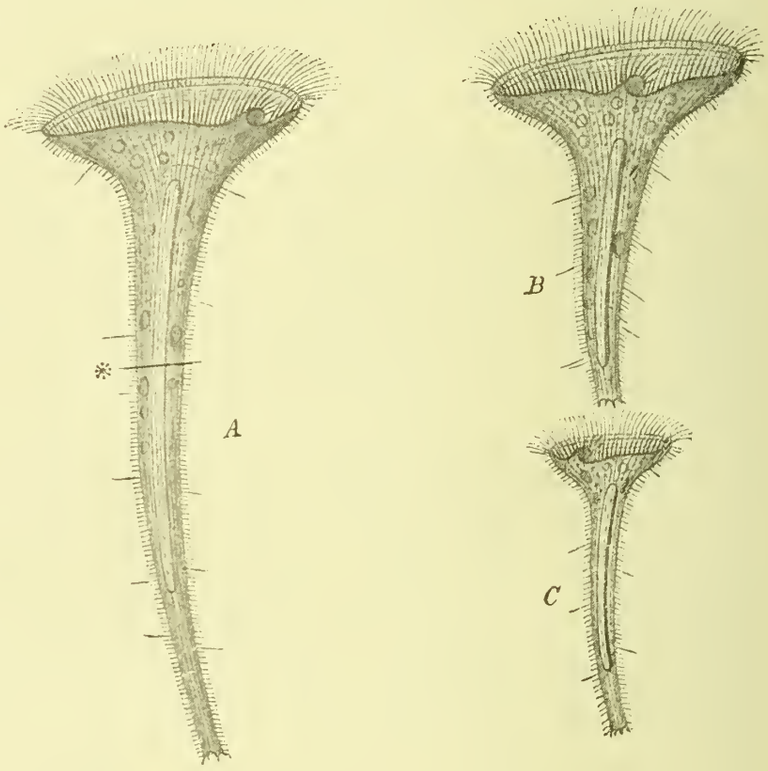


Fig. 277. Stentor Roeselii. *A* Quer zerschnitten. *B* u. *C* Die beiden Teilstücke haben sich zu vollständigen Stentoren regeneriert. Die helle, langgestreckte Masse im Innern bezeichnet den Kern.

Eine Erscheinung, die bis vor einigen Jahren noch ganz rätselhaft erschien, wird durch die Tatsache der Strukturen im Zellprotoplasma dem Verständnis sehr nahe gerückt. Das ist die Bildung der überaus regelmäfsig geformten Kiesel- und Kalkskelette, wie sie vor allem bei den zierlichen Radiolarien, Foraminiferen und Spongien

I *II*

Fig. 278. Kieselnadeln von Schwämmen. *I* Schema der Entstehung eines Vierstrahlers zwischen vier blasenförmigen Hohlräumen. Nach F. E. Schulze. *II* Verschiedene Formen von Kieselnadeln.

vorkommen. Schon F. E. Schulze[1]) hatte darauf aufmerksam gemacht, dafs eine Bildung von Dreistrahlern, Vierstrahlern (Fig. 278 *II*) etc., wie sie in den Kiesel- und Kalkskeletten der Spongien eine so grofse Rolle spielt, zu stande kommen müsse, wenn sich mehrere kugelige Körper aneinander legen und in die feinen Spaltenräume zwischen sich eine skelettbildende Substanz, also etwa kohlensauren Kalk oder Kieselsäure, ausscheiden (Fig. 278 *I*). Freilich dürften in dem spe-

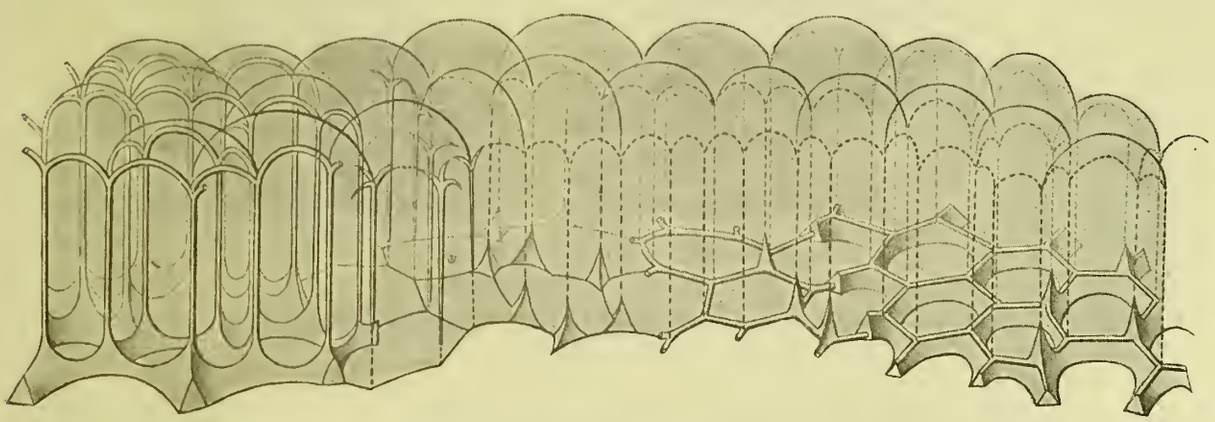


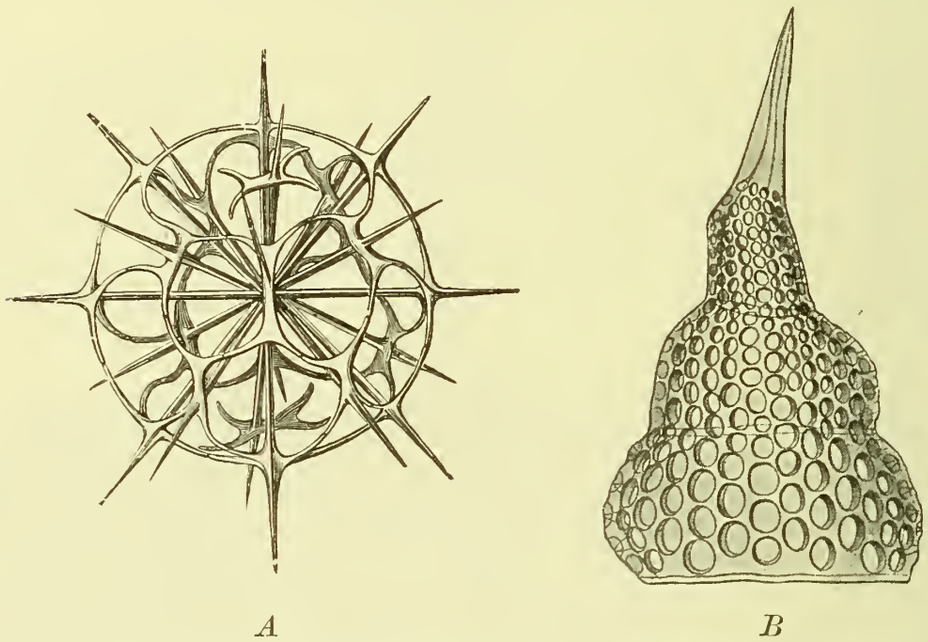
Fig. 279. Schema der Entstehung verschiedener Skelettformen durch Ausscheidung von Skelettsubstanz in den Wänden eines Vakuolensystems. Nach Dreyer.

ziellen Fall, auf den Schulze diese Betrachtung anwendet, nämlich bei der Entstehung der Skelettnadeln der Schwämme, wohl nicht die Faktoren als kausale Momente fungieren, die Schulze annimmt. Dagegen hat neuerdings Dreyer[1]) für andere Fälle gezeigt, wie verschiedene und zum Teil aufserordentlich komplizierte Skelettteile,

[1]) F. E. Schulze: „Zur Stammesgeschichte der Hexactinelliden.“ In Abhandl. d. kgl. preufs. Akad. d. Wiss. zu Berlin 1887.

[1]) Fr. Dreyer: „Die Prinzipien der Gerüstbildung bei Rhizopoden, Spongien und Echinodermen. Ein Versuch zur mechanischen Erklärung organischer Gebilde.“ In Jenaer Zeitschr. f. Naturwissensch. N. F. Bd. 19, 1892.

besonders der Radiolarien, sich leicht auf die Ausscheidung der skelettbildenden Substanz in den protaplasmatischen Wänden eines Vakuolenlagers zurückführen lassen (Fig. 279). Je nach der Form der Vakuolen und der Dicke der Wandschicht, je nach der Ablagerungsstelle und der Menge der sezernierten Skelettsubstanz mufs dabei eine ganze Fülle von verschiedenartigen Skelettformen resultieren, wie wir sie tatsächlich in dem Formenreichtum der Radiolarienskelette realisiert finden. So wird die früher so wunderbare Tatsache, dafs die einfachen, fortwährend in Strömung und Pseudopodienbildung begriffenen Protoplasmamassen der Rhizopodenzellen so staunenswert regelmäfsige, komplizierte und zierliche Skelette zu bilden vermögen, ohne weiteres aus dem Umstande verständlich, dafs das Protoplasma der Radiolarienzelle in einer gewissen Körperzone eine vakuolige oder wabige Struktur besitzt. Je nach der Form, der Lage, dem Umfang dieser Vakuolenschicht und ihrer Vakuolen müssen auch die durch Ausscheidung von Skelettsubstanz zwischen den Vakuolen entstehenden Abgüsse, welche das Skelett bilden, aufserordentlich verschieden sein (Fig. 280). Und



A *B*

Fig. 280. Kieselskelette von Radiolarien. Nach Haeckel. *A* Dorataspis, *B* Theoconus.

eine ähnliche Rolle wie die Vakuolenstruktur des Protoplasmas bei der Bildung mancher Radiolarienskelette wird zweifellos auch die Struktur des Protoplasmas sowie die Form und der gegenseitige Druck der einzelnen Zellen bei der Skelettbildung in anderen Organismen spielen.

d. Vererbungsmechanik.

Es bleibt uns schliefslich noch übrig, auch kurz auf den Mechanismus der Vererbung einzugehen. Die Verhältnisse der Vererbung liegen am einfachsten bei den niedrigsten einzelligen Organismen, etwa bei den Amöben, bei denen, abgesehen von einer Gröfsenzunahme des Körpers, noch keine eigentliche Entwicklung bemerkbar ist. Hier, wo die Fortpflanzung des Organismus einfach durch Teilung der Zelle in zwei Hälften erfolgt, ist der Vorgang der Vererbung sämtlicher Eigenschaften der Mutterzelle auf beide Tochterzellen

ohne weiteres verständlich. Die lebendige Substanz der Mutterzelle mit ihrem charakteristischen Stoffwechsel und ihren eigentümlichen Lebenserscheinungen lebt in beiden Tochterzellen selbständig weiter, kein Wunder also, dafs die Teilstücke, wenn sie unter denselben äufseren Bedingungen leben, genau dieselben Eigenschaften besitzen, wie sie die ungeteilte Zelle besafs. Allein dieser einfachste Fall der Vererbung zeigt uns die wesentlichsten Momente dieser Erscheinung gerade am allerdeutlichsten, wie ja überhaupt alle Lebenserscheinungen am klarsten zu übersehen und zu verstehen sind da, wo sie in ihrer einfachsten Form auftreten, d. h. an den einfachsten Zellen. Wir sehen hier, dafs die Übertragung der Eigenschaften von den Vorfahren auf die Nachkommen geschieht durch Übertragung von lebendiger Substanz, welche die Eigenschaften der Vorfahren besitzt. Damit diese Substanz aber alle Eigenschaften der Vorfahren besitzen kann, mufs sie eine vollständige Zelle sein, mit allen wesentlichen Bestandteilen derselben. Die charakteristischen Eigentümlichkeiten der Mutterzelle sind der Ausdruck ihres Stoffwechsels. Wenn daher die Eigentümlichkeiten der Mutterzelle auf die Tochterzellen vererbt werden sollen, so mufs ihr ganzer Stoffwechsel vererbt werden. Das ist aber nur möglich, wenn eine gewisse Menge von allen wesentlichen Bestandteilen, d. h. von Protoplasma und Kern der Mutterzelle auf die Tochterzelle übergeht, denn sonst würde der Stoffwechsel der Tochterzelle nicht dauernd bestehen können, und die Tochterzelle müfste zu Grunde gehen. In der Tat sehen wir ja auch nicht blofs bei den einzelligen Organismen, sondern überall in der organischen Natur, wohin wir auch blicken, dafs die Vererbung von den Vorfahren auf die Nachkommen ausnahmslos durch Übertragung einer vollständigen Zelle mit Kern und Protoplasma geschieht.

Wenn wir unter Vererbung die Übertragung der Eigentümlichkeiten von den Vorfahren auf die Nachkommen verstehen, und wenn die Eigentümlichkeiten eines Organismus lediglich der Ausdruck seiner stofflichen Beziehungen zur Aufsenwelt sind, so ist der Schlufs schlechterdings unabweisbar, dafs bei der Vererbung die lebendige Substanz mit ihren eigentümlichen Stoffwechselbeziehungen übertragen werden mufs. Das ist aber nur möglich, wenn alle wesentlichen Teile der Stoffwechselkette übertragen werden, sowohl Protoplasma als auch Kernsubstanz, mit anderen Worten: eine ganze Zelle.

So logisch und einleuchtend diese einfache Schlufsfolgerung ist, und so vollkommen sie auch durch die tatsächlichen Verhältnisse bestätigt wird, so ist sie doch von seiten der Morphologie, die sich mit dem Problem der Vererbung bisher leider fast allein beschäftigt hat, eigentlich nirgends mit Klarheit gezogen worden. Wie wir gesehen haben, hat sich vielmehr unter den Morphologen, besonders im Anschlufs an die Ansichten O. Hertwigs, Strasburgers, Weismanns, Boveris und anderer, die Vorstellung sehr weit verbreitet, dafs die Vererbung der elterlichen Eigenschaften auf die Kinder allein in der Übertragung von Kernsubstanz, durch Ei- und Samenzelle geschehe, und man hat speziell das Nukleïn des Zellkerns als die „Vererbungssubstanz“ bezeichnet. Nur wenige unter den Morphologen, wie Rauber, Bergh und Haacke, haben sich bisher gegen diese Auffassung aus-

gesprochen. Wie uns aber bereits unsere frühere Auseinandersetzung[1]) gezeigt hat, sind die Gründe, auf welche sich diese Auffassung stützt, nicht geeignet, einer strengeren Kritik Stand zu halten. Für die Physiologen ferner ist diese Vorstellung viel zu morphologisch gedacht, denn sie trägt dem wesentlichsten Moment des Lebens, dem Stoffwechsel, keine Rechnung. Mit dem Gedanken einer bloßen „Vererbungssubstanz", die irgendwo in der Zelle lokalisiert sein und bei der Fortpflanzung übertragen werden soll, wird sich die physiologische Denkweise kaum jemals befreunden können. Eine Substanz, welche die Eigenschaften einer Zelle auf ihre Nachkommen übertragen soll, muß vor allen Dingen lebensfähig sein, d. h. muß die Fähigkeit eines Stoffwechsels haben, und dieser ist nicht möglich ohne ihren Zusammenhang mit den anderen, zum Stoffwechsel einer Zelle nötigen Substanzen, d. h. ohne die Integrität aller wesentlichen Zellbestandteile. Dann fehlt aber jede Berechtigung, einen einzigen Zellbestandteil als besonders differenzierten Vererbungsträger zu bezeichnen, dann ist das Protoplasma der Zelle genau von dem gleichen Wert für die Vererbung wie der Kern, und wir müssen immer wieder darauf verweisen, daß in der Tat auch in der ganzen lebendigen Natur kein Fall bekannt ist, in dem nicht stets eine vollständige Zelle mit Kern und Protoplasma die Vererbung vermittelte.

Was den Charakter einer jeden Zelle bestimmt, ist ihr eigentümlicher Stoffwechsel. Sollen also die Eigentümlichkeiten einer Zelle vererbt werden, so muß ihr charakteristischer Stoffwechsel vererbt werden, und das ist nur denkbar, wenn Kernsubstanz und Protoplasma mit ihren Stoffbeziehungen auf die Tochterzellen übertragen werden. Das gilt von der geschlechtlichen Fortpflanzung der höheren Tiere ebenso wie von der ungeschlechtlichen Fortpflanzung der einzelligen Organismen; nur wird bei der geschlechtlichen Fortpflanzung der Stoffwechsel zweier Zellen, der Ei- und Samenzelle, durch den Befruchtungsvorgang komponiert zu einer einzigen Resultante, dem Stoffwechsel der Nachkommen, die aus der befruchteten Eizelle hervorgehen und daher Charaktere von beiden Eltern besitzen.

Der Mechanismus der speziellen Vorgänge aber, die sich abspielen vom Beginn der Entwicklung der Eizelle bis zur vollendeten Reproduktion eines Organismus von der gleichen Art, wie der, von dem die Eizelle abstammt, entzieht sich in seinen einzelnen Momenten bisher noch völlig unserer Kenntnis und wird auch nur in dem Maße genauer erkannt werden, wie sich unser Einblick in den eigentlichen Lebensprozeß, d. h. in das chemische Getriebe des Stoffwechselmechanismus vertieft. Die von Roux mit viel Emphase verkündete, von ihm als „Entwicklungsmechanik" bezeichnete Forschungsrichtung hat bis jetzt nicht vermocht, auch nur einen bemerkenswerten Schritt in dieser Richtung weiter zu führen, ja das, was Roux im Gegensatz zu anderen unter dem Begriff der Entwicklungsmechanik versteht, dürfte sich auch in Zukunft für diese Frage als völlig indifferent erweisen. Jedenfalls haben die von Roux als „Entwicklungs-

[1]) Vergl. pag. 540.

mechanik“ bezeichneten Hypothesen, Theorien, Beobachtungen für die hier in Betracht kommenden Probleme kaum irgend welche Bedeutung. Auf sie näher einzugehen, würde schon wegen des mannigfachen und energischen Widerspruchs, den viele davon bei hervorragenden Forschern gefunden haben, weit über die Grenzen hinausgehen, die dem vorliegenden Buche gezogen sind[1]).

3. Die Energiewechsel-Mechanik der Zelle.

Die dritte Seite, nach der die Veränderungen eines Körpers in die Erscheinung treten, ist neben dem Wechsel des Stoffes und der Form der Wechsel der Energie. Alle drei sind voneinander untrennbar und stellen den Ausdruck alles Geschehens in der Körperwelt vor. Wäre eins der drei bis in die letzten Einzelheiten hinein gegeben, so wären damit die beiden anderen bestimmt. Das gilt von den lebendigen Körpern ebenso wie von den leblosen, denn beide sind materielle Systeme und müssen den ehernen Gesetzen aller Materie gehorchen.

a. Energiekreislauf in der organischen Welt.

Vom Energiewechsel des lebendigen Organismus sind uns leider bisher nur Bruchstücke bekannt. Die Anfangs- und Endglieder sind uns gegeben; aber zwischen beiden liegen die mäandrischen Wege, welche die Energie auf ihrem Durchgang durch die lebendige Substanz verfolgt, und von diesen Wegen sind bis jetzt nur kleine Strecken erschlossen worden. Allein so viel liegt auf der Hand: der Energiewechsel ist im Speziellen ebenso mannigfaltig, wie der Stoffwechsel und Formwechsel, und jede Zellform ist ebenso durch einen ganz spezifischen Energiewechsel charakterisiert, wie sie sich durch einen ihr eigentümlichen Stoffwechsel und Formwechsel auszeichnet. Dennoch können wir in grofsen Zügen einige fundamentale Tatsachen des organischen Energiewechsels schon jetzt skizzieren.

Da die grüne Pflanzenzelle diejenige Form der lebendigen Substanz ist, die gewissermafsen die Grundlage des jetzigen Lebens auf der Erdoberfläche vorstellt, insofern sie das Laboratorium ist, in dem aus anorganischen Stoffen organische Verbindungen hergestellt werden, die für alle übrigen Organismen notwendige Lebensbedingung sind, so mufs sich bei der Feststellung des allgemeinen Energiekreislaufs in der lebendigen Natur unsere Aufmerksamkeit auf die grüne Pflanze lenken, als den Ausgangspunkt für den Eintritt der Energie in die lebendige Körperwelt.

Diejenige Form, in welcher die Energie in die grüne Pflanzenzelle eingeführt wird, liefert vorwiegend die Energie des Sonnenlichts. Chemische Energie wird fast gar nicht in die Pflanze eingeführt; denn die chemischen Stoffe, aus denen die Pflanze ihre lebendige Substanz aufbaut, also die Kohlensäure, das Wasser und die darin gelösten Salze sind Verbindungen, die in dieser Form fast gar keine chemische Energie enthalten. Erst bei Zufuhr von Licht werden durch die Tätigkeit des Chlorophylls in der grünen Pflanzenzelle diese Ver-

[1]) Ich hebe das hier nur deshalb hervor, weil sich Roux beklagt hat, dafs seine wichtigen Entdeckungen nicht in die „Allgemeine Physiologie“ in extenso aufgenommen worden sind, eine Klage, die übrigens bei Roux auch anderen Autoren gegenüber nicht ganz ungewöhnlich zu sein pflegt.

bindungen in Stoffe mit potentieller chemischer Energie übergeführt. Erst dadurch, dafs z. B. die Kohlensäure CO_2 in Kohlenstoff und Sauerstoff gespalten wird, werden die Affinitäten des Kohlenstoffs und Sauerstoffs verfügbar. Zu dieser Spaltung wird aber Energie verbraucht, und die dazu erforderliche Energiemenge wird bestritten allein aus den Energiewerten, die durch das Licht in die Pflanze eingeführt werden. Man hat daher gesagt: alles Leben stammt in direkter Deszendenz vom Sonnenlichte ab, und so wäre der uralten poësievollen Licht- und Sonnenverehrung asiatischer und amerikanischer Völker gewissermafsen ein exakter naturwissenschaftlicher Hintergrund gegeben. Allein die nüchterne wissenschaftliche Überlegung zwingt uns doch, dem obigen Satze noch eine Klausel anzuhängen. Dafs die Lichtstrahlen der Sonne diejenige Energieform vorstellen, von der alle Energie der lebendigen Welt in letzter Instanz herrühre, diese Vorstellung gilt, wenn man sie überhaupt in dieser Allgemeinheit aussprechen zu dürfen glaubt, jedenfalls nur für die Verhältnisse, wie sie jetzt auf der Erdoberfläche herrschen. Gehen wir aber bis zu den Zeiten zurück, wo die erste lebendige Substanz auf der Erdoberfläche entstand, so werden wir unser Augenmerk zweifellos auf die chemische Energie lenken müssen, als diejenige Energieform, welche beim Zusammentritt der einfachsten lebendigen Verbindungen zuerst in die eben entstehende lebendige Substanz eingeführt worden ist. Freilich stammt unsere lebendige Substanz, wie alle Substanz, mit ihrer Energie zuletzt von der Sonne her, denn unser Erdkörper ist ja nur ein abgesprengter Teil der Sonnenmasse; aber wir werden wohl kaum gerade das Licht als diejenige Energieform betrachten dürfen, welche auf der sich abkühlenden Erde den Zusammentritt derjenigen Verbindungen mit ihren Energiemengen bewirkte, die wir als lebendige Substanz bezeichnen. Ja, in Wirklichkeit ist es auch heute auf der Erde nicht unmittelbar das Licht, welches die Spaltung der Kohlensäure und den Zusammentritt der Kohlenstoff-, Wasserstoff- und Sauerstoffatome zum ersten Assimilationsprodukt, zur Bildung der Stärke, bewirkt. Diese Vorstellung, die durch eine ungenaue Ausdrucksweise vielleicht erweckt werden könnte, ist durchaus falsch. Es ist in Wirklichkeit nur die chemische Energie gewisser Verbindungen der Chlorophyllkörper, welche in der grünen Pflanzenzelle die Trennung der Kohlenstoffatome aus dem Kohlensäuremolekül und ihre Vereinigung mit den Wasserstoff- und Sauerstoffatomen zu Stärke vollzieht. Die Energieform der Lichtstrahlen allein kann niemals Kohlensäure spalten, geschweige denn Kohlenstoffatome mit Wasserstoff- und Sauerstoffatomen zu Stärkemolekülen zusammenkoppeln. Die Energie der Lichtstrahlen ist nur insofern unerläfslich, als sie diejenige Energieform ist, welche in gewissen Verbindungen der Chlorophyllkörper eine derartige Bewegung der Atome herbeiführt, dafs dieselben mit den Atomen der Kohlensäure in chemische Wechselwirkung zu treten und so die Kohlensäure zu spalten vermögen. Die Energie der Lichtstrahlen wird also erst umgesetzt in chemische Energie, und die chemische Energie der Chlorophyllkörper ist es, welche die Kohlensäurespaltung bewirkt und damit die unabsehbare Kette von Energiewechselvorgängen hervorruft, die das Leben nicht blofs der Pflanzen, sondern auch der Tiere charakterisieren. Die Rolle des Lichtes ist eine ähnliche, wie die der zugeführten Wärme, die im Pflanzen- wie im Tierkörper zum Leben unentbehrlich ist und dazu

dient, die intramolekularen Schwingungen der Atome zu verstärken, so dafs die Atome zu Umlagerungen geneigt werden. Immer aber ist es die chemische Energie, welche diese Umlagerungen bewirkt. Es mufs also auch in der Pflanze schon chemische Energie in den Chlorophyllkörpern vorhanden sein, und diese wird nur durch Zufuhr und Umwandlung von photischer Energie so gesteigert, dafs sie diese erste, so überaus folgenschwere Spaltung des Kohlensäuremoleküls vollziehen kann. Wo nicht schon lebendige Substanz mit ihrer chemischen Energie vorhanden ist, da kann auch die Zufuhr von Licht kein Leben erzeugen. So wirkt die einstmals in unvordenklicher Zeit bei der Entstehung der ersten lebendigen Substanz in die organische Welt eingeführte chemische Energie noch jetzt in allen lebendigen Organismen fort, ohne dafs sie jemals eine Kontinuitätsunterbrechung erfahren hätte. Ist es auch immerhin nur eine winzige Menge chemischer Energie, die in der mikroskopischen Eizelle auf die Nachkommen übertragen wird, so vermittelt diese winzige Menge doch die Kontinuität mit der chemischen Energie der lebendigen Substanz, von der sie herstammt, ebenso wie die kleine Menge lebendiger Substanz selbst durchaus notwendig ist, um die Kontinuität der lebendigen Organismen fortzupflanzen. Ohne eine auch noch so kleine Menge lebendiger Substanz mit ihrer chemischen Energie kann kein Leben von einem Organismus auf den anderen übertragen werden, und wenn wir den Energiewechsel eines jetzt auf der Erde lebenden Organismus verstehen wollen, so dürfen wir nie vergessen, die kleine Menge chemischer Energie zu beachten, die jeder Organismus von seinen Vorfahren auf den Lebensweg mit bekommen hat. Ist sie auch noch so klein, so ist sie es doch, die es allein ermöglicht, dafs das Leben sich fortpflanzt, und die gewissermafsen durch fermentartige Wirkung zum stetigen Wechsel immer gröfserer und gröfserer Energiemengen den Anstofs gibt und schliefslich die gewaltige Kraftentfaltung des erwachsenen Organismus veranlafst. Sie ist das Anfangskapital, mit dem der sich entwickelnde Organismus zu wirtschaften beginnt, ohne welches seine Existenz unmöglich wäre. In diesem Sinne können wir sagen: Diejenige Energieform, aus der sich in letzter Instanz alle Leistungen der Organismenwelt herleiten, ist die chemische Energie. Das zugeführte Licht und die zugeführte Wärme wirken nur dadurch, dafs sie chemische Energie disponibel machen.

Es liegt auf der Hand, dafs dieser Satz für die Tierwelt in gleichem Mafse gilt, wie für die Pflanzenwelt. Aus der ursprünglichen, in der Pflanze verfügbaren chemischen Energie werden nicht nur die mannigfaltigen nach aufsen hin gehenden Leistungen der Pflanze bestritten, sondern es wird auch eine hervorragende Menge als chemische Energie in den organischen Verbindungen des Pflanzenkörpers aufgespeichert. Die komplizierten organischen Verbindungen aber liefern dem Pflanzenfresser die Nahrung, während das Fleisch des Pflanzenfressers wieder dem Fleischfresser den Lebensunterhalt gewährt. So gelangt also mit der Pflanzennahrung die Energie als chemische Energie in die Tierwelt und liefert die Energiewerte, aus denen sich die Leistungen des durch seine mächtige äufsere Kraftentfaltung von den Pflanzen so charakteristisch unterschiedenen Tierkörpers herleiten. In der Tat bildet die mit der Nahrung in den Tierkörper eingeführte chemische Energie, abgesehen von der geringen

Menge der von aufsen auf alle Organismen einwirkenden Wärme, die einzige Energiequelle des Tierkörpers. Die Probe auf diesen Satz ist durch die kalorimetrischen Untersuchungen der neuesten Zeit, besonders durch die sehr genauen Arbeiten von Rubner[1]) in wünschenswertester Weise geliefert worden. Drückt man auf Grund kalorimetrischer Verbrennungen den chemischen Energiewert der Nahrung im Wärmemafs aus, so bekommt man ebensoviel Kalorien, wie das Tier liefert, wenn alle seine Energieproduktion sich lediglich in Wärmeabgabe äufsert. Die Differenzen zwischen der Wärmemenge, die durch Verbrennung der Nahrung bis zu chemisch energiefreien Stoffen geliefert wird, und der Wärmemenge, welche das Tier bei gleicher Nahrung in der Ruhe produziert, sind bei den aufserordentlich feinen Versuchen Rubners so gering, dafs sie vollkommen innerhalb der unumgänglichen technischen Fehlergrenzen gelegen sind, und wäre es überhaupt noch nötig, in unserer Zeit die Gültigkeit des Gesetzes von der Erhaltung der Kraft auch für die lebendige Natur zu beweisen, so würde der beste Beweis dafür in den neuen kalorimetrischen Versuchen Rubners gelegen sein.

Mit der Abgabe der Wärme oder mechanischen Arbeit von seiten des Tierkörpers ist der Weg der Energie durch die Organismenwelt beendigt. Chemische Energie, die weiter verfügbar wäre, gibt der Tierkörper, abgesehen von der an den Geschlechtszellen bei der Fortpflanzung haftenden Menge, nicht nach aufsen ab. Die Stoffe, welche den Tierkörper verlassen, wie Wasser, Kohlensäure etc., sind sämtlich solche Verbindungen, die in dieser Form keine chemischen Energiewerte mehr besitzen, und es bedarf erst wieder der Einfuhr des Lichts in die grüne Pflanzenzelle, damit diese aus jenen Stoffen verfügbare chemische Energie schaffen kann. So ist der Kreislauf des Energiewechsels zwischen lebendiger und lebloser Natur geschlossen. Das Licht macht in der Pflanzenzelle chemische Energie verfügbar. Aus dieser chemischen Energie stammen alle chemischen, mechanischen, thermischen Leistungen der Pflanze in komplizierter Deszendenz ab. Der Pflanzenfresser nimmt die chemische Energie, die in den organischen Verbindungen der Pflanze aufgespeichert ist, mit der Nahrung in seinen Körper auf und liefert mit den Stoffen seiner Leibessubstanz selbst wieder dem Fleischfresser die unentbehrliche Quelle chemischer Energie, aus der die gesamte thermische und mechanische, im gegebenen Falle auch photische und elektrische Energie sich herleitet, die der Tierkörper als Wärme, als mechanische Energie der Muskelbewegung oder auch als Licht und Elektrizität nach aufsen abgibt. Aus den an mechanischer Energie armen Stoffen, der Kohlensäure und dem Wasser aber, die den Tierkörper verlassen, schafft die Pflanzenzelle unter Einwirkung der Lichtstrahlen von neuem chemische Energie, und so beginnt der ewige Kreislauf von vorn.

b. Das Prinzip des chemischen Energiewechsels in der Zelle.

So klar hiernach das Bild des organischen Energiewechsels in seinen groben Umrissen vor uns liegt, so dunkel sind uns noch die Einzelheiten desselben. Es liegt das nicht allein an unserer lückenhaften Kenntnis des Stoffwechsels in der lebendigen Substanz, sondern zum grofsen Teil auch an dem recht geringen Ausbau, den die all-

[1]) Rubner: „Die Quelle der tierischen Wärme.“ In Zeitschr. f. Biologie Bd. 12, 1894.

gemeine Energielehre in der Physik und Chemie bis jetzt erfahren hat. Vorgänge, die wir in Bezug auf die stoffliche Seite ihrer Erscheinung bis in die feinsten Einzelheiten hinein kennen, sind in Bezug auf ihren Energiewechsel vielfach noch völlig dunkel. So wissen wir z. B. von vielen Arbeitsleistungen, die wir bei chemischen Umsetzungen beobachten, noch gar nicht einmal, ob die dabei freiwerdende mechanische Energie direkt aus Umwandlung chemischer Energie stammt oder erst auf dem Wege durch andere Energieformen, wie Wärme, Elektrizität etc., entsteht. Überhaupt ist die direkte Umwandlung chemischer Energie in mechanische bisher noch fast gar nicht Objekt des Studiums gewesen, so genau und eingehend man dem gegenüber die Umwandlung chemischer Energie in Wärme und Elektrizität untersucht hat. Ja dieser Umstand hat sogar vielfach zu dem Glauben verführt, dafs chemische Energie überhaupt nicht direkt in mechanische übergehen könne, sondern nur etwa durch Vermittelung von Wärme, eine Vorstellung, die vollkommen unbegründet ist. Dazu kommt, um eine Verständigung noch zu erschweren, der Umstand, dafs die Begriffe der einzelnen Energieformen durchaus nicht fixiert sind, dafs z. B. die Ausdrücke: molekulare Energie, mechanische Energie etc. in sehr verschiedener Weise verwendet werden, eine Erscheinung, die daraus resultiert, dafs die Beziehungen, die zwischen den einzelnen Energieformen obwalten, bisher so wenig aufgeklärt sind. Und doch müssen wir annehmen, dafs solche und sogar sehr enge verwandtschaftliche Beziehungen vorhanden sind. Demnach liegt es auf der Hand, dafs die speziellere Energetik der lebendigen Substanz vorläufig noch eins der dunkelsten Gebiete der Physiologie repräsentiert. Was wir bis jetzt davon wissen, sind nur ganz vereinzelte und unzusammenhängende Tatsachen.

Als feststehend haben wir die allgemeine Tatsache zu betrachten, dafs die gewaltigen Leistungen des Organismus alle in letzter Instanz aus chemischer Energie stammen. Damit ist indessen nicht gesagt, dafs jede Leistung im Momente ihres Zustandekommens unmittelbar aus chemischer Energie entspringt. Es gibt zahlreiche Leistungen, die erst auf Umwegen aus chemischer Energie entstammen. Für das Pflanzenreich hat Pfeffer[1]) diese Tatsache besonders beleuchtet. So ist es z. B. sehr häufig, dafs beim Stoffwechsel chemische Energie zunächst in potentielle mechanische Energie übergeht und als Spannkraft aufgespeichert wird, um bei bestimmter Gelegenheit erst in die kinetische Energie einer mechanischen Leistung umgesetzt zu werden. Die springenden Früchte und Samen gewisser Pflanzen liefern Beispiele dafür. Die chemische Energie des Wachstums ist hierbei zunächst in Form mechanischer Spannkraft aufgehäuft worden, und diese geht erst bei Berührung der Frucht in lebendige Bewegung über: die Frucht platzt auf und schleudert mit grofser Gewalt die Samenkörner heraus. Analoge Fälle der mittelbaren Abstammung einer Leistung aus chemischer Energie gibt es mehrfach in der Pflanzenwelt wie in der Tierwelt. Immerhin aber stammen vielleicht die meisten Leistungen des Organismus unmittelbar aus der Umsetzung chemischer Energie.

Die wesentlichen Leistungen, in denen sich die Energieproduktion der Zelle äufsert, zeigen sich in der Erzeugung von mechanischer

---

[1]) W. Pfeffer: „Studien zur Energetik der Pflanze.“ In Abhandl. d. mathem.-phys. Klasse d. kgl. sächs. Gesellsch. d. Wiss. Bd. 18. Leipzig 1892.

Energie und Wärmeentwicklung. Die Produktion von Licht und Elektrizität ist viel beschränkter. Die Hauptmasse jeder dieser Energieformen aber stammt, soweit wir bis jetzt wissen, direkt aus der Umformung chemischer Energie, wenn auch die speziellen Umsetzungen, die daran beteiligt sind, vorläufig noch völlig unbekannt bleiben. Wir müssen uns daher, wenn wir überhaupt einen Blick in das Energiegetriebe der Zelle gewinnen wollen, zunächst an das Hauptgesetz erinnern, das den Energiewechsel bei chemischen Umsetzungen beherrscht, und das wir in dem Satze fanden: Werden bei einem chemischen Prozefs stärkere Affinitäten gebunden als getrennt, so wird Energie für Leistungen verfügbar; werden dagegen stärkere Affinitäten getrennt als gebunden, so verläuft der Prozefs mit Energieverbrauch[1]). Nur wenn wir diese Tatsache fest im Auge behalten, dürfen wir hoffen, allmählich tiefere Einblicke in die Wege des organischen Energiewechsels zu erlangen.

Das allgemeine Fundamentalprinzip, auf dem der organische Energiewechsel beruht, gewissermafsen die Idee desselben, ergibt sich unter Berücksichtigung dieses Satzes aus den bekannten Tatsachen des Stoffwechsels der lebendigen Substanz bereits mit voller Klarheit: Wir haben in der lebendigen Substanz gewisse Verbindungen mit starken chemischen Affinitäten. In die lebendige Zelle werden von aufsen her weitere chemische Affinitäten mit der Nahrung und dem Sauerstoff eingeführt. Wir wissen ferner, dafs diese eingeführten einfacheren Stoffe verwendet werden zum Aufbau komplizierterer und aufserordentlich komplizierter Verbindungen, die wir als lebendige Eiweifskörper oder Biogene bezeichnet haben. Dabei geht die chemische Energie, welche in die lebendige Substanz eingeführt worden ist, in Form von potentieller Energie mit in diese komplizierten Verbindungen über und hilft das Gefüge derselben lockern. So sahen wir z. B., dafs namentlich durch die Einfügung des Sauerstoffs das Biogenmolekül eine aufserordentlich labile Konstitution gewinnt, d. h. dafs seine intramolekulare Wärme sehr grofs wird[2]). Infolge dessen neigt das Biogenmolekül zum Zerfall und explodiert teils schon spontan, teils auf geringe äufsere Reize hin. Dieser explosive Zerfall beruht auf einer Umlagerung der Atome, wobei im Bereich einzelner Atomgruppen des grofsen Biogenmoleküls, wie bei allen explosiblen Körpern, stärkere Affinitäten gebunden werden, als vorher im labilen Molekül gebunden waren. Es wird also die Summe aller dissimilatorischen Prozesse im ganzen genommen mit bedeutender Energieproduktion verknüpft sein müssen. Schliefslich wissen wir, dafs die aus diesem Zerfall des Biogens hervorgehenden Verbindungen, soweit sie den Körper verlassen, wie Kohlensäure, Wasser etc., kaum noch nennenswerte chemische Energiemengen enthalten, während die im Körper zurückbleibenden Verbindungen, die Biogenreste, wieder chemische Affinitäten zu den Nahrungsstoffen und dem Sauerstoff besitzen, die sie auf Kosten derselben binden. Die dabei verfügbare Energiemenge wird wieder zur Auflockerung der Biogenmoleküle verwendet, und so schliefst sich hier die Kette des Energiewechsels in der lebendigen Substanz. Das ihm zu Grunde liegende Prinzip erscheint danach klar: es ist ein fortwährendes Auf-

[1]) Vergl. pag. 232.
[2]) Vergl. pag. 501.

speichern potentieller chemischer Energie und ein Überführen derselben in andere Energieformen; die Quelle der chemischen Energie ist die Nahrung und der Sauerstoff, das Betriebskapital die chemische Energie, welche jedes winzige Tröpfchen lebendiger Substanz von seinen Vorfahren überkommen hat, und das Ergebnis sind die energetischen Leistungen der lebendigen Substanz.

Die Energieverhältnisse, die sich bei Einwirkung von Reizen in der lebendigen Substanz entwickeln, werden auf Grund dieser Verhältnisse in ihren allgemeinen Zügen verständlich. In denjenigen Fällen, wo wir eine dissimilatorische Erregung als Reizwirkung haben, liegen die Dinge am einfachsten. Es handelt sich ja, wie wir an anderer Stelle sahen [1]), dabei nur um eine Steigerung der schon spontan sich vollziehenden Leistungen. Die potentielle Energie, die in den labilen Biogenmolekülen aufgehäuft ist, wird schon spontan in gewissem Maſse in aktuelle Energie übergeführt, indem beim explosiven Zerfall die Atome unter Umlagerung durch stärkere Affinitäten aneinander gebunden werden. Daſs gewisse Reize durch Erschütterungen der Atome im Biogenmolekül die intramolekulare Bewegung derselben steigern und dadurch mehr Gelegenheit zu Umlagerungen und zum explosiven Zerfall der Biogenmoleküle geben, ist ohne weiteres verständlich, und so bedarf die Steigerung der Leistungen unter der Einwirkung gewisser Reize weiter keiner Erklärung. Auch diejenigen Fälle der Reizwirkungen, in denen es sich um eine dissimilatorische Lähmung handelt, bedürfen kaum einer weiteren Erörterung, denn alle diejenigen Reize, welche die intramolekulare Bewegung der Atome im Biogenmolekül verringern oder die Umlagerung und Vereinigung bestimmter Atome in irgend einer Weise hindern, wie etwa die Kälte oder die Narkotika, müssen selbstverständlich auch die normalen Leistungen der Zelle herabsetzen [2]). Allein nicht alle Leistungen der lebendigen Substanz sind mit der dissimilatorischen Phase des Stoffwechsels verknüpft. Manche wichtige Lebenserscheinungen laufen grade mit dem assimilatorischen Aufbau des Biogens Hand in Hand. So werden also assimilatorisch erregende Reize, wie gesteigerte Nahrungszufuhr etc., derartige Erscheinungen steigern, indem sie mehr Gelegenheit für die Bildung neuer Biogenmassen liefern, und umgekehrt werden assimilatorisch lähmende Reize die entgegengesetzte Wirkung hervorrufen. Grade diejenigen Lebenserscheinungen, die mit der assimilatorischen Phase des Stoffwechsels verknüpft sind und durch assimilatorisch erregende Reize gesteigert werden, verdienen in Zukunft ein besonderes Interesse, nachdem sie so lange auf Kosten der viel augenfälligeren mit der Dissimilation verbundenen Leistungen vernachlässigt worden sind.

Mit dieser Vorstellung von der Wirkung der Reize ist indessen nicht gesagt, daſs die infolge einer Reizung sich an bestimmten Leistungen äuſsernde Veränderung des Energiegetriebes immer direkt und allein aus der Erregung oder Lähmung dieses oder jenes Gliedes der Stoffwechselkette stammt. So folgt z. B. dem explosiven Zerfall des Biogenmoleküls nach unserer Vorstellung immer die Bindung der

---

[1]) Vergl. pag. 380, 525.

[2]) Vergl. Max Verworn: „Die Biogenhypothese.“ Jena 1903.

freigewordenen Affinitäten des Biogenrestes, d. h. seine Regeneration, auf dem Fufse nach. Wir werden also darauf Rücksicht nehmen müssen, dafs unter gewissen Umständen im Reizerfolg nicht blofs die durch den Zerfall der komplizierten Verbindungen frei werdende Energiemenge enthalten ist, sondern dafs diese Energiemengen, modifiziert werden durch die bei den unmittelbaren Folgevorgängen des Zerfalls frei werdenden oder auch verbrauchten Energiemengen, und dasselbe gilt von den anderen Fällen der Reizwirkungen. Das Energiegetriebe in der Zelle ist eben in allen seinen Gliedern aufserordentlich eng verkettet. Das geht mit Notwendigkeit aus den früher erörterten Tatsachen des Stoffwechsels hervor. Die ungeheure Schwierigkeit, den feineren Energieumsatz, der bei einer gegebenen Leistung, sei es spontan, sei es auf Reizung hin, abläuft, in seinen Einzelheiten zu verfolgen, liegt demnach auf der Hand, und es ist daher bei den spärlichen Untersuchungen, die bisher auf diesem Gebiete vorliegen, zur Zeit schlechterdings unmöglich, die Energetik auch nur der äufserlich am deutlichsten hervortretenden Leistungen der Zelle, wie ihre Lichtentwicklung, ihre Elektrizitätsproduktion, ihre Entfaltung mechanischer Energie in den verschiedenen Bewegungsformen, mit einiger Sicherheit festzustellen. Die überaus interessanten Vorgänge des Energiewechsels, der sich in den einzelnen inneren und äufseren Leistungen der lebendigen Zelle abspielt, genauer zu analysieren, wird daher als eine der anregendsten Aufgaben der künftigen Physiologie vorbehalten bleiben.

c. Die Quelle der Muskelkraft.

Wenn wir sagen müssen, dafs bisher über die Mechanik des Energiegetriebes in der lebendigen Substanz im allgemeinen nur spärliche Untersuchungen von der Physiologie angestellt worden sind, so gilt diese Bemerkung von Einem Gebiet der Energiewechselerscheinungen nicht. Das sind die Kontraktions- und Expansionsbewegungen. Vor allem die Mechanik der Muskelkontraktion, bei der die Energieentfaltung der lebendigen Substanz in hervorragendster und erstaunlichster Gewalt zum Ausdruck kommt, hat von alten Zeiten her den Scharfsinn der Physiologen in lebhaftestem Mafse beschäftigt, und die Zahl der Theorien, welche über die Mechanik der Muskelbewegung aufgestellt worden sind, wird nur wenig kleiner sein, als die Zahl der Forscher selbst, die sich mit diesem Problem eingehender beschäftigt haben. Es ist ein interessantes Stück Entwicklungsgeschichte des menschlichen Denkens, das sich in diesen Theorien von den Zeiten Galens an bis in unsere Tage hin widerspiegelt, und es gewährt einen historischen Genufs, diese Theorien von ihren naivsten Anfängen an zu verfolgen. Wer Interesse an diesem Kapitel aus der Geschichte der Physiologie nimmt, der findet die Literatur der älteren und ältesten Theorien bis zum vorigen Jahrhundert zusammengestellt bei Haller[1]). Die neueren Theorien der Muskelbewegung hat Hermann[2]) in seinem Handbuch der Physiologie im wesentlichen angeführt, und die neuesten Anschauungen, soweit sie gröfseres Interesse besitzen, sind gesammelt und kritisch beleuchtet

[1]) Haller: „Elementa physiologiae corporis humani.“ Tomus IV. Lausanne 1762.
[2]) Hermann: „Handbuch der Physiologie“ Bd. I. Leipzig 1879.

in einer Arbeit, die das alte Problem von vergleichend-zellularphysiologischer Seite in Angriff genommen hat[1]).

Die Muskelarbeit ist zweifellos diejenige Leistung in der ganzen Organismenwelt, bei der in kürzester Zeit der gröfste Energieumsatz stattfindet. Die Energiemengen, welche bei der Muskeltätigkeit frei werden, erreichen bekanntlich ganz erstaunliche Werte. Es liegt daher zunächst die Frage nahe, welche von den in den Körper eingeführten Energiemengen die in der Muskeltätigkeit frei werdenden Energiewerte liefern, mit anderen Worten, wo die Quelle der Muskelkraft zu suchen ist.

Dafs es chemische Energie sein mufs, liegt auf der Hand, da ja der Tierkörper ausschliefslich aus chemischer Energie seine Leistungen bestreitet. Aber die Frage ist, welcher von den in den Körper eingeführten Nahrungsstoffen durch seine Umsetzung die zur Muskeltätigkeit nötige chemische Energie liefert. Sind es die Eiweifskörper, oder sind es die Kohlehydrate und Fette, deren Umsetzung im Körper die Quelle für die Muskelkraft bildet?

Um diese Frage ist ein heftiger Kampf geführt worden, der in neuerer Zeit wieder heifser entbrannt ist. Die ursprüngliche und sehr klare Lehre Liebigs[2]), dafs das Eiweifs als der Hauptbestandteil des Muskels auch die Quelle seiner Leistungen sein müsse, ist schon zu seinem Lebzeiten befehdet worden, und jahrzehntelang glaubte man die richtige Lösung des Problems gefunden zu haben. Die Beweisführung, die zu dieser bis in unsere Tage geltenden Vorstellung geführt hatte, ist interessant genug. Man hatte nämlich folgende Überlegung angestellt: Liegt die Quelle der Muskelkraft in der Zersetzung des Eiweifses, so mufs bei angestrengter Muskeltätigkeit der Eiweifsumsatz gesteigert sein. Da man nun in der Stickstoffausscheidung durch den Harn einen absoluten Mafsstab für den Umfang des Eiweifsumsatzes im Körper zu besitzen glaubte, so schien die Frage entschieden zu sein, wenn man den Stickstoffgehalt im Harn bei der Ruhe und bei angestrengter Muskeltätigkeit miteinander verglich. War er bei der Arbeit bedeutend erhöht, so konnte das nur von dem vermehrten Eiweifsumsatz herrühren; war er der gleiche, so war die Quelle der Muskelkraft nicht im Eiweifs, sondern in den stickstofffreien Nahrungsstoffen zu suchen. Das Problem war also in schärfster Weise zugespitzt, und so konnte die Entscheidung nicht auf sich warten lassen. Fick in Gemeinschaft mit Wislicenus[3]) zeigten an sich selbst und Voit[4]) am Hunde, dafs die Stickstoffausscheidung im Harn auch bei der gröfsten Muskelanstrengung nicht bemerkenswert gesteigert wird.

Damit schien die Frage in exaktester Form gelöst. Man schlofs, dafs die Eiweifszersetzung nicht die ausschliefsliche Quelle der Muskelkraft sein könne. Von den stickstofffreien Nahrungsstoffen kommen

---

[1]) Verworn: „Die Bewegung der lebendigen Substanz. Eine vergleichend-physiologische Untersuchung der Kontraktionserscheinungen.“ Jena 1892.

[2]) Liebig: „Chemische Briefe“ 1857. — Derselbe: „Über Gärung, über Quelle der Muskelkraft und Ernährung.“ Leipzig und Heidelberg 1870.

[3]) Fick und Wislicenus: „Über die Entstehung der Muskelkraft.“ In Vierteljahrsschrift d. Züricher naturforsch. Ges. Bd. 10, 1865.

[4]) Voit: „Über die Entwicklung der Lehre der Quelle der Muskelkraft und einiger Teile der Ernährung seit 25 Jahren.“ In Zeitschr. f. Biologie Bd. 6, 1870. — Derselbe: „Physiologie des allgemeinen Stoffwechsels und der Ernährung.“ In Hermanns Handb. d. Physiol., Bd. 6, 1881.

vor allem die Kohlehydrate und eventuell auch die Fette in Betracht, und in der Tat ist es bekannt, dafs bei angestrengter Muskeltätigkeit das im Muskel aufgespeicherte Glykogen verschwindet, um sich erst wieder in der Ruhe anzuhäufen. So wurde infolge dieser scheinbar durchaus einwandsfreien Beweisführung die Ansicht allgemein angenommen, dafs die Quelle der Muskelkraft hauptsächlich in der Zersetzung der Kohlehydrate gelegen sei.

Allein die Vorstellung, dafs das Eiweifs bei der angestrengten Tätigkeit der Muskelzelle nicht in erster Linie beteiligt sein soll, mufste jemandem, der mit den allgemeinen Lebenseigenschaften der lebendigen Substanz etwas näher vertraut war, überaus paradox erscheinen. Das Eiweifs ist derjenige Körper, mit dessen Bildung und Zersetzung das Leben untrennbar verknüpft ist, und so mufste es sehr wunderbar sein, dafs bei einer gesteigerten Lebenstätigkeit, wie sie die angestrengte Muskelbewegung vorstellt, der Eiweifsumsatz der gleiche sein sollte, wie in der Ruhe. So konnte sich auch Pflüger nie mit dieser Ansicht befreunden. In einer Reihe von ausgezeichneten Arbeiten eröffnete er in neuerer Zeit, gestützt auf einwandsfreie Versuche, gegen die bisher allgemein verbreitete Vorstellung einen Feldzug, in welchem er die Zersetzung des Eiweifses als die Hauptquelle der Muskelkraft hinzustellen suchte. Dafs sich Hunde mit Fleischnahrung allein erhalten lassen, war schon Voit bekannt. Pflüger[1]) fütterte daher einen Hund viele Monate hindurch allein mit möglichst reinem und fettfreiem Fleisch und liefs ihn mehrmals wochenlang jeden Tag die schwerste Arbeit verrichten. Dabei zeigte das Tier dauernd „eine ganz aufserordentliche Stärke und Elastizität in allen Bewegungen". Da die geringen im Fleisch enthaltenen Spuren von Kohlehydraten und Fett schlechterdings für die Ernährung nicht in Betracht kommen, so war damit bewiesen, dafs die ganze in der schweren Arbeit des Hundes produzierte Energie aus der Umsetzung von Eiweifs stammte. Um aber zu prüfen, ob etwa das Eiweifs nur bei Mangel an Kohlehydraten und Fetten in der Nahrung als Ersatzquelle für die Muskelkraft diene, stellte Pflüger[2]) Versuchsreihen mit gemischter Nahrung an, und diese führten ihn zu dem Ergebnis, dafs bei einer aus Eiweifs, Kohlehydraten und Fetten gemischten Kost die Menge von Kohlehydraten und Fetten, welche im Stoffwechsel zersetzt wird, ganz allein davon abhängt, ob viel oder wenig Eiweifs gefüttert wird. „Allgemein ist die Menge des zur Zersetzung gelangenden Kohlehydrates und Fettes um so kleiner, je gröfser die Eiweifszufuhr gemacht wird." Die nicht zersetzten Mengen der Kohlehydrate und Fette werden in Körperfett umgewandelt und als Reservematerial im Körper aufgehäuft, während, wie bekannt, das eingeführte Eiweifs, wie viel es auch sei, bis auf einen verschwindend geringen Rest sämtlich zersetzt wird. Pflüger sagt daher: „Das Nahrungsbedürfnis wird in erster Linie durch Eiweifs befriedigt." Das Eiweifs bildet die „Urnahrung", die Kohlehydrate und Fette nur eine „Ersatznahrung" bei Eiweifsmangel.

---

[1]) Pflüger: „Die Quelle der Muskelkraft. Vorläufiger Abrifs. In Pflügers Arch. Bd. 50, 1891.

[2]) Pflüger: „Über Fleisch- und Fettmästung." In Pflügers Arch. Bd. 52, 1892.

Wenn es nach alledem zweifellos feststeht, daſs die Muskelarbeit gänzlich durch die Zersetzung von Eiweiſs bestritten werden kann, so muſs die ebenso unumstöſsliche Tatsache, daſs die Stickstoffausscheidung im Harn bei der angestrengtesten Muskeltätigkeit nicht entsprechend erhöht erscheint, zunächst Befremden erregen. In dieser Beziehung verdient ein anderer Versuch Pflügers Beachtung. Pflüger fand nämlich, daſs auch bei reiner Eiweiſsnahrung und bei gleichem Kostmaſs in der Ruhe und in der Arbeit die Stickstoffausscheidung durch die Muskeltätigkeit nur ganz unbedeutend, ja unter Umständen überhaupt nicht vermehrt wird. Und dennoch muſste die gesamte Arbeitskraft allein aus der Zersetzung von Eiweiſs stammen, da keine Kohlehydrate und Fette verfüttert wurden. Diese merkwürdige Erscheinung wäre bei Überschuſs an Eiweiſsnahrung zwar ohne weiteres verständlich, wenn wir daran denken, daſs ja schon in der Ruhe alles in den Körper eingeführte Eiweiſs zersetzt wird. Wenn daher, wie sich gezeigt hat, die Energie der Muskelarbeit trotzdem aus dem zersetzten Eiweiſs stammen muſs, so könnte man daraus schlieſsen, daſs das Eiweiſs, welches bei der Tätigkeit verbraucht wird, an anderen Punkten gespart worden sei, und das wäre um so begreiflicher, als wir wissen, daſs alles über ein bestimmtes Maſs hinaus genossene Eiweiſs gewissermaſsen eine Luxuskonsumption vorstellt und daher jeden Augenblick, sobald Bedürfnisse auftreten, für diese zur Verfügung steht. Wenn wir aber sehen, daſs, wie Voit[1]) gezeigt hat, auch im Hungerzustande des Hundes durch die Arbeit im Tretrade die Stickstoffausscheidung im Harn entweder gar nicht oder unwesentlich vermehrt ist, dann können wir diesen Schluſs nicht ziehen, und die obige Erklärung reicht nicht mehr aus.

Dann bleibt uns noch eine Möglichkeit übrig, eine Möglichkeit, die Pflüger nur gestreift hat: das ist die Vorstellung, daſs bei der Arbeit ein Eiweiſsumsatz im Muskel stattfindet, ohne daſs der Stickstoff des umgesetzten Eiweiſses im Harn erscheint.

In der Tat ist diese Vorstellung, zu der wir hier durch die Tatsachen gedrängt werden, wenn sie auch einem althergebrachten Dogma in der Physiologie direkt widerspricht, durchaus nicht so paradox, wie sie auf den ersten Blick erscheint. Dieses Dogma, das den Fortschritt in der Erkenntnis der Lebensvorgänge nicht wenig gehemmt hat, und das nur entstehen konnte, weil man sich bisher ausschlieſslich mit den Lebenserscheinungen der höheren Tiere beschäftigt hat, besteht in dem Satz, daſs die Stickstoffausscheidung im Harn ein absolutes Maſs für den Eiweiſsumsatz im Körper sei. Aber eine solche Annahme ist wenigstens in dieser Form durchaus unerwiesen[2]). Mit voller Berechtigung können wir zwar sagen: der im Harn ausgeschiedene Stickstoff stammt aus der Zersetzung des Eiweiſses oder seiner Derivate; wenn wir aber umgekehrt behaupten: der gesamte Stickstoff der im Körper umgesetzten Eiweiſsverbindungen erscheint im Harn, so haben wir dazu nicht das mindeste Recht, denn die Tatsache, daſs alles über ein gewisses Maſs genossene Nahrungseiweiſs im Körper in solche Atomgruppen umgesetzt wird, deren

[1]) Voit: „Untersuchungen über den Einfluſs des Kochsalzes, des Kaffees und der Muskelbewegungen auf den Stoffwechsel.“ München 1860, ferner Zeitschr. f. Biologie Bd. 2, 1866.

[2]) Vergl. pag. 189.

Stickstoff durch den Harn zur Ausscheidung gelangt, gestattet keine Verallgemeinerung, vor allen Dingen keine Übertragung auf den Zerfall des organisierten Eiweifses, des Biogens. Wie wir sahen, entstehen beim Zerfall des Biogenmoleküls stickstofffreie und stickstoffhaltige Atomgruppen. Die stickstofffreien, wie Kohlensäure, Wasser, Milchsäure etc., verlassen alsbald den Körper. Aber nichts zwingt uns zu der Annahme, dafs auch die stickstoffhaltigen Atomgruppen sämtlich den Körper sofort verlassen. Wir können uns vorstellen, dafs der stickstoffhaltige Biogenrest, der beim Zerfall des Biogenmoleküls nach Austritt der Kohlensäure, des Wassers etc. übrig geblieben ist, unter Umständen sich auf Kosten der Nahrungsstoffe und des Sauerstoffs oder im Hunger auf Kosten der Reservestoffe wieder zu einem vollständigen Biogenmolekül regeneriert. Dann hätten wir einen Biogenzerfall, der keine Stickstoffausscheidung im Harn zur Folge hat. Es gibt aber keine einzige Tatsache, die dagegen spräche, dafs bei der Muskeltätigkeit das Biogenmolekül zerfällt, und dafs der stickstoffhaltige Rest die verloren gegangenen stickstofffreien Atomgruppen auf Kosten der Nahrung immer wieder regenerierte. Eine solche Sparsamkeit gerade mit dem kostbaren Stickstoff würde im Gegenteil ganz im Sinne des organischen Haushaltes liegen.

Diese Vorstellung, die uns hier zunächst als blofse Möglichkeit erscheint, auf die wir durch die Erscheinungen hingewiesen werden, gewinnt aber bei genauerer Betrachtung aufserordentlich an Wahrscheinlichkeit.

Vor allem nämlich steht sie im Einklang mit unseren allgemeinphysiologischen Ansichten vom Wesen des Lebensprozesses und wird den Vorstellungen gerecht, die wir uns von den Vorgängen in der lebendigen Substanz auf Grund zahlloser Tatsachen machen müssen. Wie wir wissen, bilden die Eiweifskörper nicht nur die Hauptmasse aller Stoffe, aus denen die lebendige Substanz besteht, sondern sie sind auch die einzigen von allen organischen Stoffen, aus deren Umsatz allein sämtliche Leistungen des lebendigen Organismus dauernd bestritten werden können. Dazu kommt, dafs, wie wir schon früher sahen[1]), alle anderen Stoffe, die sich sonst noch in der Zelle finden, teils zum Aufbau der Eiweifskörper und Biogene dienen, teils aus dem Umsatz derselben entstehen. Es ist also eine im höchsten Grade wahrscheinliche Arbeitshypothese, dafs das Leben auf das engste an den Aufbau und den Zerfall gewisser hochkomplizierter Eiweifsverbindungen gebunden ist, die wir eben deshalb als „Biogene“ bezeichneten. Gibt man das zu, dann wäre es aber äufserst paradox, wenn eine Steigerung, und zwar eine so enorme Steigerung der Lebensprozesse, wie sie bei angestrengter Muskeltätigkeit zum Ausdruck kommt, nicht auch notwendig mit einer Steigerung des Biogenumsatzes im Körper verbunden sein sollte. Deshalb glaubte auch Liebig, der Altmeister der physiologischen Chemie, bis an sein Lebensende unermüdlich die Ansicht vertreten zu müssen, dafs die Eiweifskörper, welche die Hauptmasse der organischen Muskelbestandteile bilden, welche die Hauptrolle im ganzen Lebensprozefs spielen, diejenigen Stoffe sind, deren Zersetzung die Quelle der Muskelkraft liefert, und

[1]) Vergl. pag. 189 und 512.

deshalb bekämpft auch Pflüger, einer der weitestblickenden unter den Physiologen, heute wieder von neuem die Vorstellung, dafs die Muskeltätigkeit ohne Zerfall der Eiweifskörper bestehen könne. Wenn aber bei der Muskeltätigkeit ein gesteigerter Biogenumsatz stattfindet, und wenn trotzdem bei der Muskeltätigkeit nicht mehr Stickstoff ausgeschieden wird, als in der Ruhe, dann bleibt eben nichts anderes übrig als der Schlufs, dafs der stickstoffhaltige Biogenrest sich wieder zum vollständigen Biogenmolekül regeneriert. In der Tat sind auch ohne ein solches Regenerationsvermögen des Biogenmoleküls die einfachsten und allgemeinsten Lebenserscheinungen nicht zu verstehen. Wie wäre zum Beispiel die Tatsache des Wachstums, die Tatsache, dafs lebendige Substanz immer nur von anderer lebendiger Substanz gebildet wird, anders zu begreifen, als dadurch, dafs das Biogenmolekül die Fähigkeit hat, nach und nach bestimmte Atome und Atomgruppen an sich zu binden, um so zu einem polymeren Molekül anzuwachsen. Bei dieser Polymerisierung des Biogenmoleküls kann ein neues Glied der polymeren Kette immer nur durch successive Einfügung seiner einzelnen Atomgruppen erfolgen, da ja die einzelnen Kettenglieder erst gebildet werden müssen und nicht schon fertig zur Verfügung stehen. Jede Regeneration ferner beruht im Prinzip auf denselben Vorgängen wie jede neue Bildung. Auch die Tatsache der vollkommenen Erholung nach gänzlicher Ermüdung und manche andere Grunderscheinung der lebendigen Substanz setzt unbedingt die Regenerationsfähigkeit des Biogenmoleküls voraus.

Was aber besonders wichtig ist, das ist, dafs die hier entwickelte Vorstellung beiden sich unversöhnt gegenüberstehenden Auffassungen über die Quelle der Muskelkraft, soweit man die Nahrungsstoffe dabei im Auge hat, gerecht wird. Sowohl die Eiweifskörper wie auch die Kohlehydrate der Nahrung können nach dieser Auffassung als Quelle für die Muskelkraft dienen. Wenn der Angelpunkt der Muskeltätigkeit in dem Zerfall und Wiederaufbau des Biogenmoleküls gelegen ist, und wenn beim Zerfall nur stickstofffreie Atomgruppen das Molekül verlassen, so ist es selbstverständlich, dafs auch zur Regeneration nur stickstofffreie Atomgruppen verwendet werden, und die Tatsachen beweisen, dafs dazu sowohl die Eiweifskörper als auch die Kohlehydrate der Nahrung dienen können, wenn auch, wie Pflüger gezeigt hat, bei gemischter Nahrung und genügender Eiweifszufuhr das Eiweifs den Vorzug erhält. So ist die unbestreitbare Tatsache, dafs bei der Muskeltätigkeit die Eiweifsnahrung bis zu einem gewissen Grade durch Kohlehydrate vertreten werden kann, ohne weiteres verständlich, und es ist ebenso berechtigt, zu sagen: die Kohlehydrate der Nahrung liefern die Quelle der Muskelkraft, wie zu behaupten: die Eiweifskörper der Nahrung leisten diesen Dienst. Beide können dieselbe Rolle spielen, aber eben nur dadurch, dafs sie dem Biogenrest die stickstofffreien Atomgruppen zu seiner Regeneration zur Verfügung stellen. Der Lebensprozefs im Muskel liegt immer im Stoffwechsel des Biogens und bleibt derselbe, ob er sein Material aus dem Eiweifs oder aus dem Kohlehydrat und Fett der Nahrung bezieht.

Die hier erörterte Auffassung, nach der die Energieentfaltung bei der Muskelbewegung aus dem Zerfall und Wiederaufbau des Muskelbiogens stammt, besitzt den höchsten Grad von Wahrscheinlichkeit,

den eine wissenschaftliche Erklärung haben kann. Sie entspringt den Forderungen unserer allgemein-physiologischen Erfahrungen, sie ist im stande, alle einschlägigen Erscheinungen verständlich zu machen, und steht mit keiner einzigen Tatsache im Widerspruch.

Das wird sich zeigen, wenn wir das Problem der spezielleren Energiewechselmechanik bei der Bewegung der kontraktilen Substanzen etwas näher ins Auge fassen.

d. Theorie der Kontraktions- und Expansionsbewegungen.

Ohne auf die schier zahllosen Theorien, die über den Mechanismus der Muskelkontraktion aufgestellt worden sind, im einzelnen einzugehen, können wir unter den wichtigeren der in der neueren Physiologie geäufserten Auffassungen zwei wesentlich verschiedene Gruppen bemerken. Dafs die Quelle der Muskelkraft die chemische Energie liefert, darüber herrscht allgemeine Einstimmigkeit, und kann auch nach unseren Vorstellungen über den Lebensvorgang kein Zweifel bestehen. Während aber nach der Meinung einiger Physiologen die mechanische Energie der Muskelarbeit direkt aus dem Umsatz chemischer Energie hervorgeht, wird nach der Ansicht anderer die chemische Energie bei der Muskelkontraktion erst auf dem Umweg durch Wärme in mechanische Energie übergeführt. Die erstere Ansicht wird von Pflüger[1]), Fick[2]) und anderen[3]) vertreten, die letztere besonders von Engelmann[4]).

Wir wählen zum Ausgangspunkt für unsere Betrachtung am besten Engelmanns thermo-dynamische Theorie der Kontraktionserscheinungen. Engelmann sieht eine Schwierigkeit bei der direkten Herleitung der Muskelarbeit aus chemischer Energie in folgendem Umstande. Berechnet man aus der vom Muskel produzierten Energiemenge auf Grund der Annahme, dafs dieselbe durch Verbrennung von Kohlehydraten geliefert werde, unter Zugrundelegung einer Verbrennungswärme von 4000 Kalorien pro Gramm Kohlehydrat, die Menge von Substanz, welche zu der Leistung des Muskels bei einer Zuckung nötig ist, so findet man, dafs sie eine ganz erstaunlich geringe ist im Verhältnis zur Masse des Muskels. Engelmann findet, dafs nur etwa ein Viermilliontel der ganzen Masse als Quelle für die bei einer Zuckung gelieferte Energie in Betracht kommen kann. Bei dem grofsen Wassergehalt der Muskeln, den er auf etwa 70—80 % annimmt, hält er es daher für unverständlich, wie durch die direkte Wirkung der nur am Orte wirkenden chemischen Energie einer so geringen Menge von wirksamer Substanz eine so ungeheure passive Masse in Bewegung gesetzt werden kann. Er hält das letztere nur für möglich, wenn die chemische Energie erst in Wärme umgesetzt wird, die sich überallhin verbreiten kann und daher in ihrer Wirkung nicht auf ihren Entstehungsort beschränkt ist. Die Umformung eines

---

[1]) Pflüger: „Über die physiologische Verbrennung in den lebendigen Organismen.“ In Pflügers Arch. Bd. 10, 1875.

[2]) Fick: „Mechanische Arbeit und Wärmeentwicklung bei der Muskeltätigkeit.“ In Internation. wissenschaftl. Bibliothek Bd. 51. Leipzig 1881. — Derselbe: „Einige Bemerkungen zu Engelmanns Abhandlung über den Ursprung der Muskelkraft.“ In Pflügers Arch. Bd. 53, 1893.

[3]) Verworn: „Die Bewegung der lebendigen Substanz. Eine vergleichend-physiologische Untersuchung der Kontraktionserscheinungen.“ Jena 1892.

[4]) Engelmann: „Über den Ursprung der Muskelkraft.“ Leipzig 1893.

Teils der Wärme in mechanische Energie kommt nach der Vorstellung Engelmanns durch Verkürzung quellungsfähiger Elemente infolge der Erwärmung zu stande. Bei der letzteren Annahme stützt er sich einerseits auf die Tatsache, dafs alle positiv-einachsig-doppeltbrechenden Substanzen, wenn sie quellbar sind, bei der Quellung sich in der Richtung der optischen Achse verkürzen, und anderseits auf den Umstand, dafs quellbare Körper stärker quellen, wenn sie erwärmt werden. Im Muskel haben wir aber nach Engelmanns Untersuchungen in der anisotropen Substanz positiv-einachsig-doppeltbrechende Elemente, und wie Engelmann ebenfalls gezeigt hat, geht bei der Kontraktion des Muskels aus der isotropen, dünnflüssigeren Masse des Muskelsegments flüssige Substanz in die festere Masse der anisotropen Schicht über, so dafs diese an Volumen zunimmt. Engelmann stellt sich daher vor, dafs die Elemente der anisotropen Muskelsubstanz, die er als „Inotagmen" bezeichnet, bei der Muskelerregung infolge der aus chemischer Energie stammenden Wärme quellen und sich verkürzen, so dafs eine Zuckung des Muskels erfolgt. Besonders anschaulich macht Engelmann seine Vorstellung durch einen Versuch, in welchem die Kontraktion des Muskels nach dem thermo-dynamischen Prinzip durch Wärmequellung und Verkürzung einer Darmsaite nachgeahmt wird. In einem mit Wasser gefüllten Becherglase befindet sich in Verbindung mit einem Schreibhebel eine aufgespannte Violinsaite, die umgeben ist von einer Drahtspirale. Durch Schliefsung eines Stromes kann die Drahtspirale erwärmt werden, so dafs sich die Wärme der Darmsaite mitteilt. Die Folge davon ist, dafs sich die Darmsaite durch Quellung verkürzt und durch Hebung eines Gewichts eine gewisse Arbeit leistet. Bei Öffnung des Stromes und Abkühlung der umgebenden Drahtspirale erfolgt dann wieder eine Streckung der Saite. Durch seine geniale Einfachheit macht dieser Versuch die Engelmannsche Auffassung aufserordentlich anschaulich, und es ist nicht zu leugnen, dafs er dadurch auf den ersten Blick sehr für die thermo-dynamische Theorie einnimmt. Dennoch lassen sich mehrfache Bedenken gegen diese Theorie geltend machen, und in der Tat sind auch besonders von Fick[1]) gegen Engelmanns Auffassung bereits verschiedene, schwerwiegende Einwände erhoben worden.

Leider ist es nicht möglich, hier alle Schwierigkeiten zu erörtern, welche sich der Annahme der Engelmannschen Theorie entgegenstellen. Nur eine Schwierigkeit mag kurz hervorgehoben werden, weil uns ihre Betrachtung hinüberleitet zu einer anderen Auffassung, die sich auf Grund der mikroskopischen Tatsachen den chemischen Theorien der Muskelkontraktion anschliefst. Wir müssen nämlich von einer Theorie der Muskelkontraktion fordern, dafs ihr Prinzip nicht blofs für die Erklärung der Muskelbewegung, sondern auch für die Erklärung aller anderen Formen der Kontraktionserscheinungen, d. h. also auch für die Protoplasmabewegung und Flimmerbewegung, Gültigkeit besitzt. „Da dieselben durch alle Übergänge unter sich und mit der Muskelbewegung verbunden sind, mufs dasselbe Erklärungsprinzip bei allen Anwendung finden können." Dieser ersten

[1]) Fick: „Einige Bemerkungen zu Engelmanns Abhandlung über den Ursprung der Muskelkraft." In Pflügers Arch. Bd. 53, 1893. — Derselbe: „Noch einige Bemerkungen zu Engelmanns Schrift über den Ursprung der Muskelkraft." In Pflügers Arch. Bd. 54, 1893.

und obersten Forderung, die Engelmann selbst aufstellt, entspricht aber die obige Theorie nicht ganz. Sie ist z. B. nicht im stande, die Bewegungserscheinungen amöboïder Protoplasmamassen zu erklären. Gerade diese einfachste aller Kontraktionserscheinungen macht der Engelmannschen Auffassung unüberwindliche Schwierigkeiten. Um die Erscheinungen der amöboïden Bewegung mit seiner Theorie in Einklang zu bringen, ist Engelmann[1]) zu der Annahme gezwungen, dafs auch im amöboïden Protoplasma die kontraktilen Elemente eine langgestreckte Form haben und in der Weise quellbar sind, dafs sie bei der Quellung kugelig werden. Allein diese Annahme läfst sich einerseits wohl kaum begründen, anderseits ist sie auch nicht im stande, die Erscheinungen wirklich zu erklären. Trotz genauer Untersuchung ist es nämlich nicht gelungen, im amöboïden Protoplasma ähnliche doppeltbrechende Elemente zu finden, wie in den faserig differenzierten Formen der kontraktilen Substanz. Die Beobachtung, dafs beim Actinosphaerium die Pseudopodien einen doppeltbrechenden Achsenstrang haben, ist nicht verwendbar, weil der Achsenstrahl der Actinosphaerium-Pseudopodien überhaupt nichts mit der Kontraktion zu tun hat, sondern nur eine Gleitbahn vorstellt, auf der das kontraktile Protoplasma strömen kann, analog den Radiolarienskelettstrahlen, wie sie besonders bei der Gruppe der Acanthometriden sehr verbreitet sind. Aber selbst wenn das kontraktile Protoplasma der Rhizopoden etc. aus lauter langgestreckten und bei der Quellung kugelig werdenden Elementen bestände, wäre auf Grund dieser Annahme das Ausstrecken so aufserordentlich langer und dünner fadenförmiger Pseudopodien, wie sie die meisten Foraminiferen und Radiolarien und zahllose Rhizopodenformen des Süfswassers charakterisieren, vollkommen unbegreiflich. Und dennoch ist die Bildung dieser Pseudopodienformen nichts anderes als die Ausstreckung der kürzeren, stumpfen oder zerfetzten Ausläufer einer Amöbe oder eines Leukocyten. Aber selbst die Bildung dieser Pseudopodien kann man sich nach der Engelmannschen Auffassung nicht erklären. Wie sollte man sich das Zustandekommen einer auch nur einigermafsen bemerkenswerten Formveränderung des Amöbenkörpers durch bloíse Streckung zahlloser, in ihrer Gröíse weit unter der Grenze der Wahrnehmbarkeit befindlicher Elemente vorstellen, die, wie Engelmann selbst annimmt, regellos nach allen Richtungen durcheinanderliegen? Diese Schwierigkeiten sind unüberwindlich.

Hier sind wir aber gerade bei dem Punkte angelangt, wo das Problem der Kontraktionsbewegungen am ersten mit Aussicht auf Erfolg in Angriff genommen werden kann. In der amöboïden Zelle haben wir die primitivste Form der kontraktilen Substanz; hier liegen die Verhältnisse unleugbar viel einfacher als bei den faserig entwickelten Formen mit ihren komplizierten Substanzdifferenzierungen. Dazu kommt noch, dafs wir an den freilebenden und verhältnismäfsig grofsen Protoplasmamassen der amöboïden Zellen unvergleichlich viel leichter die Erscheinungen des lebendigen Objekts experimentell untersuchen können, als an den sehr kleinen Bestandteilen des Muskels, die, aus der Kontinuität mit den Nachbarn getrennt, unfehlbar in kürzester Zeit zu Grunde gehen.

---

[1]) Engelmann: „Physiologie der Protoplasma- und Flimmerbewegung.“ In Hermanns Handb. d. Physiol. Bd. 1, 1879.

Gehen wir daher aus von der amöboïden Bewegung der nackten Protoplasmamassen[1]). Was allen Kontraktionserscheinungen gemeinsam ist, das ist, wie wir früher[2]) gesehen haben, der Wechsel von zwei entgegengesetzten Phasen, einer Kontraktionsphase, bei der die Oberfläche im Verhältnis zur Masse verkleinert wird, und einer Expansionsphase, bei der die Oberfläche wieder vergrößert wird. Bei der amöboïden Bewegung äußert sich die Expansionsphase in der Ausstreckung und die Kontraktionsphase in der Einziehung der Pseudopodien und dem Streben nach Kugelgestalt (Fig. 281). Der Wechsel zwischen beiden bildet die Gesamterscheinung der amöboïden Bewegung. Stellen wir uns daher zunächst einen nackten Protoplasmatropfen vor, etwa eine Amöbenzelle, so verhält sich, wie wir wissen, diese Protoplasmamasse physikalisch wie eine Flüssigkeit. Ihre Bewegungen müssen also, wie vor allem Berthold[3]) in konsequenter Weise für zahlreiche spezielle Fälle durchgeführt hat, den allgemeinen Gesetzen tropfbarer Flüssigkeiten gehorchen. Physikalisch betrachtet ist aber jede Bewegung eines Flüssigkeitstropfens der Ausdruck von Veränderungen seiner Oberflächenspannung, d. h. der Kohäsionsenergie, mit der sich bei einem freischwebend gedachten Tropfen die einzelnen Teilchen untereinander anziehen. Ist die Oberflächenspannung an allen Punkten der Oberfläche gleich groß, so nimmt der Tropfen Kugelform an. Wird sie an einer Stelle durch irgend welche Ursachen vermindert, so erfolgt hier infolge des Druckes von den anderen Seiten her eine Vorwölbung des Tropfens, die so lange wächst, bis ein neuer Gleichgewichtszustand hergestellt ist. Wird die Oberflächenspannung an der vorgewölbten Stelle wieder größer, so geht die Protuberanz in entsprechendem Maße wieder zurück. Demnach ist die Kugelgestalt einer Amöbenzelle der Ausdruck für eine an der ganzen Oberfläche gleich große Oberflächenspannung, die Ausstreckung von Pseudopodien an einzelnen Stellen der Oberfläche das Kriterium für eine Verminderung der Oberflächenspannung an diesen Punkten. Das Problem der amöboïden Bewegung, in dieser Weise präzisiert, gipfelt also in der Frage, aus welchen Ursachen einerseits eine Verminderung der Oberflächenspannung (Ausstreckung der Pseudopodien) und anderseits wieder eine Erhöhung der Oberflächenspannung (Einziehung der Pseudopodien und Streben nach Kugelform) zu stande kommt.

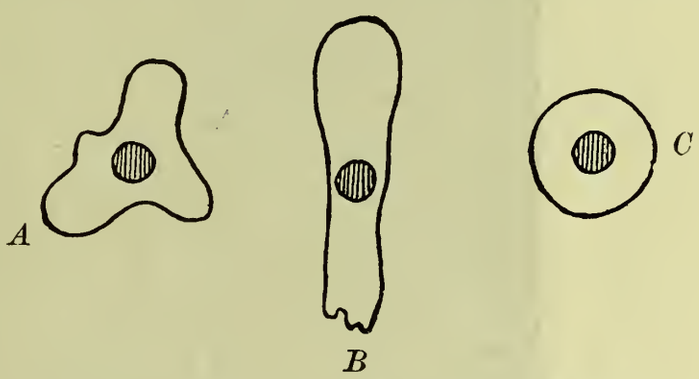


Fig. 281. Amöbe im Umriß. Im Innern liegt der Kern. *A* Pseudopodien nach verschiedenen Richtungen ausstreckend, *B* in einer Richtung kriechend, *C* kugelig kontrahiert.

Über die Art und Weise der Verminderung der Ober-

---

[1]) Verworn: „Die Bewegung der lebendigen Substanz. Eine vergleichend-physiologische Untersuchung der Kontraktionserscheinungen.“ Jena 1892.

[2]) Vergl. pag. 249 und 268.

[3]) Berthold: „Studien über Protoplasmamechanik.“ Leipzig 1886.

flächenspannung geben uns die bereits früher besprochenen Versuche Kühnes[1]) an Amöben und Myxomyceten Aufschluſs. Wenn Kühne einen Tropfen mit Amöben in ein sauerstofffreies Medium brachte, das im übrigen indifferent war, wie etwa Wasserstoff, so blieb die amöboïde Bewegung allmählich stehen, und die Amöben verharrten in den Gestalten, die sie gerade beim Kriechen angenommen hatten. Lieſs er aber nunmehr wieder Sauerstoff hinzutreten, so begann die Bewegung von neuem, es wurden neue Pseudo-

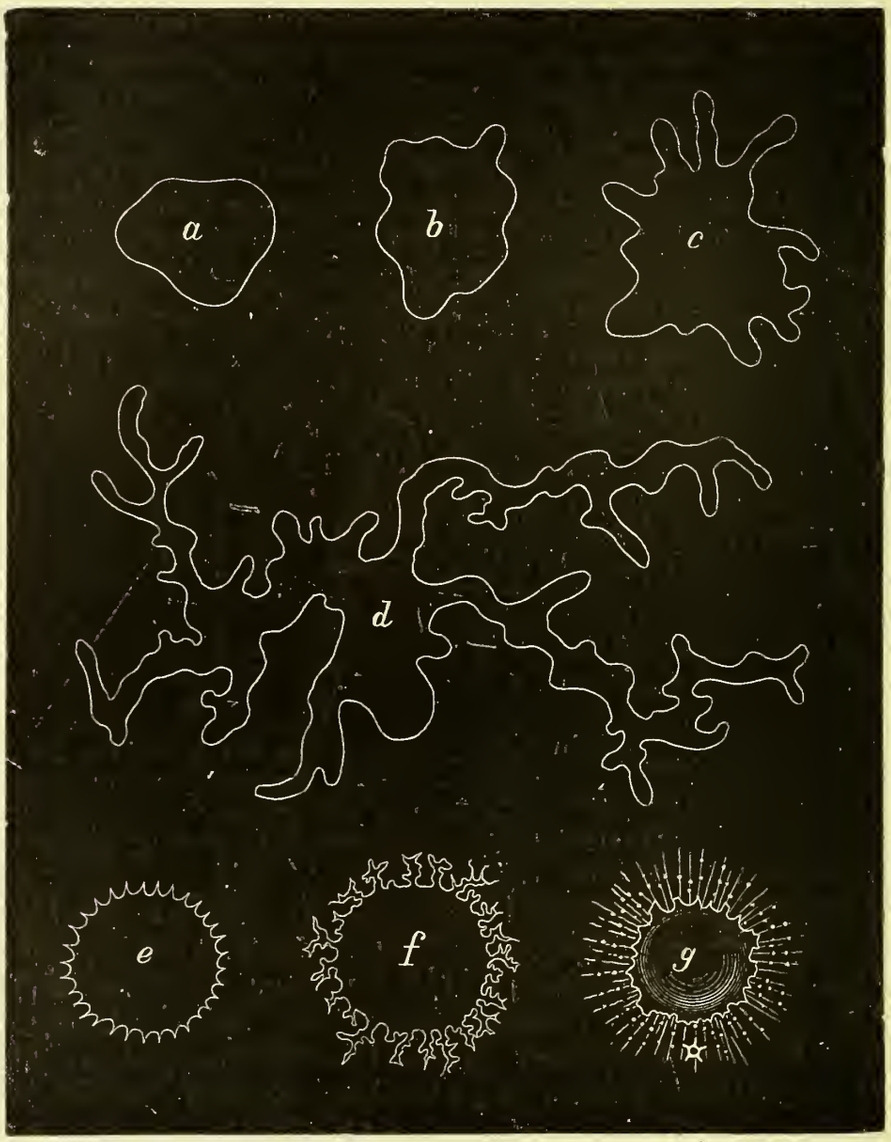


Fig. 282. Verschiedene Ausbreitungsformen von Öltropfen in alkalischer Flüssigkeit.

podien ausgestreckt, und die Amöben krochen weiter. Nicht minder deutlich sind die Versuche Kühnes an Myxomycetenplasmodien. Kühne brachte ein Klümpchen eines eingetrockneten Didymiumplasmodiums in ein Kölbchen, das mit sauerstofffreiem Wasser gefüllt war. In diesem Zustande blieb jede Pseudopodienentwicklung tagelang aus. Lieſs er indessen einige kleine Luftblasen in das Kölbchen hineintreten, so begann die Pseudopodienausbreitung sofort, und nach fünf Stunden hatte sich das Protoplasmaklümpchen an der Innenwand

[1]) W. Kühne: „Untersuchungen über das Protoplasma und die Kontraktilität.“ Leipzig 1864.

des Kölbchens zu einem reichverzweigten Netzwerk ausgestreckt. Hiernach liegt es auf der Hand, dafs es die chemische Einfügung des Sauerstoffs in die lebendige Substanz sein mufs, welche die Oberflächenspannung an bestimmten Stellen herabsetzt und so zur Pseudopodienbildung führt. Bei einseitiger Einwirkung des Sauerstoffs mufs dieses Prinzip zur positiven Chemotaxis führen, wie sie auch tatsächlich durch Stahl[1]) bei nackten Protoplasmamassen nachgewiesen worden ist. Bezüglich der Art und Weise, wie die Aufnahme des Sauerstoffs aus dem Medium die Oberflächenspannung des Protoplasmatropfens vermindert, werden wir uns jedenfalls zu denken haben, dafs durch die Einfügung der Sauerstoffatome in das Biogenmolekül mit der Veränderung der chemischen Zusammensetzung die Kohäsion der einzelnen Biogenmoleküle untereinander gelockert wird.

Dafs durch chemische Beziehungen gewisser Bestandteile eines Flüssigkeitstropfens zu Stoffen des umgebenden Mediums amöboïde Formveränderungen und Bewegungen des Tropfens hervorgerufen werden, dafür haben wir übrigens ein sehr anschauliches Analogon in der unbelebten Natur. Dasselbe liefern uns die interessanten Versuche von Gad[2]) über das Verhalten von Öltropfen in alkalischen Medien, die später auch von Quincke[3]) studiert worden sind. Bekanntlich enthalten ranzige Fette und Öle zwischen den reinen Fett- und Ölmolekülen auch Moleküle von freien Fett- resp. Ölsäuren. Bei Berührung von freien Fett- resp. Ölsäuren mit Alkalien verbinden sich aber beide zu löslichen Seifen. Bringt man daher einen ranzigen Öltropfen in eine schwach alkalische Flüssigkeit, so tritt an der Berührungsfläche beider eine fortwährende Seifenbildung ein. Dadurch wird die Oberflächenspannung lokal hier und dort vermindert, und es erfolgt eine richtige Pseudopodienbildung des Öltropfens. Durch Abstufung der Alkaleszenz des Mediums und des Gehalts des Öltropfens an freien Säuren kann man die verschiedensten Ausbreitungsformen erzeugen, von denen manche eine verblüffende Ähnlichkeit mit den Pseudopodienformen bestimmter Rhizopoden besitzen (Fig. 282).

Auch die positive Chemotaxis nackter Protoplasmamassen konnte bei Berücksichtigung der hier entwickelten Bedingungen der Oberflächenspannungsveränderungen experimentell an leblosen Objekten nachgeahmt werden. So hat neuerdings Rhumbler[4]) positive Chemotaxis von Rizinuströpfchen nach Chloroform oder Nelkenöl oder 5 %iger Kalilauge hergestellt, indem er sie in ein Medium von 80 %igem Alkohol

---

[1]) Stahl: „Zur Biologie der Myxomyceten.“ In Bot. Zeitung 1884 vergl. pag. 459.

[2]) J. Gad: „Zur Lehre von der Fettresorption.“ In Du Bois-Reymonds Arch. f. Physiol. 1878. — In meiner Arbeit über „Die Bewegung der lebendigen Substanz“ ist durch ein Versehen die Untersuchung von Gad aus dem Jahre 1888 statt 1878 datiert worden, so dafs es dem Text zufolge den Eindruck machen mufs, als sei die erst 10 Jahre später erschienene Arbeit von Quincke: „Über periodische Ausbreitung von Flüssigkeits-Oberflächen etc.“ schon vor Gads Arbeit veröffentlicht worden. Ich möchte daher nicht verfehlen, mein Versehen an dieser Stelle zu berichtigen.

[3]) G. Quincke: „Über periodische Ausbreitung von Flüssigkeits-Oberflächen und dadurch hervorgerufene Bewegungserscheinungen.“ In Sitzungsber. d. kgl. preufs. Akad. d. Wiss. zu Berlin Bd. 34, 1888.

[4]) Rhumbler: „Physikalische Analyse und künstliche Nachahmung des Chemotropismus amöboïder Zellen.“ In Physikalische Zeitschrift 1899.

brachte. Hier krochen die Rizinusöltröpfchen genau wie die Leukocyten im Wirbeltierkörper in Kapillarröhrchen hinein, die mit den chemotaktisch wirkenden Stoffen angefüllt waren. Ebenso hat später Bernstein[1]) an Quecksilbertropfen künstlich eine chemotaktische Bewegung erzeugt, indem er sie in verdünnte Schwefelsäure setzte und in einige Entfernung einen Kristall von Kaliumbichromat brachte, das sich allmählich auflöst, an den Quecksilbertropfen herandiffundiert und als einseitiger Reiz lokal die Oberflächenspannung des Tropfens unter Bildung eines Niederschlages von Quecksilberchromat herabsetzt, so dafs eine positive chemotaktische Bewegung des Tropfens nach dem Kaliumbichromat erfolgt.

Kann demnach durch chemische Beziehungen gewisser Teilchen eines Tropfens zu Stoffen des umgebenden Mediums die Oberflächenspannung vermindert werden, so mufs umgekehrt eine Oberflächenspannungsvermehrung zustande kommen durch gesteigerte Anziehung zwischen den Teilchen des Tropfens. Eine solche Steigerung der Kohäsion zwischen den Biogenmolekülen selbst oder zwischen

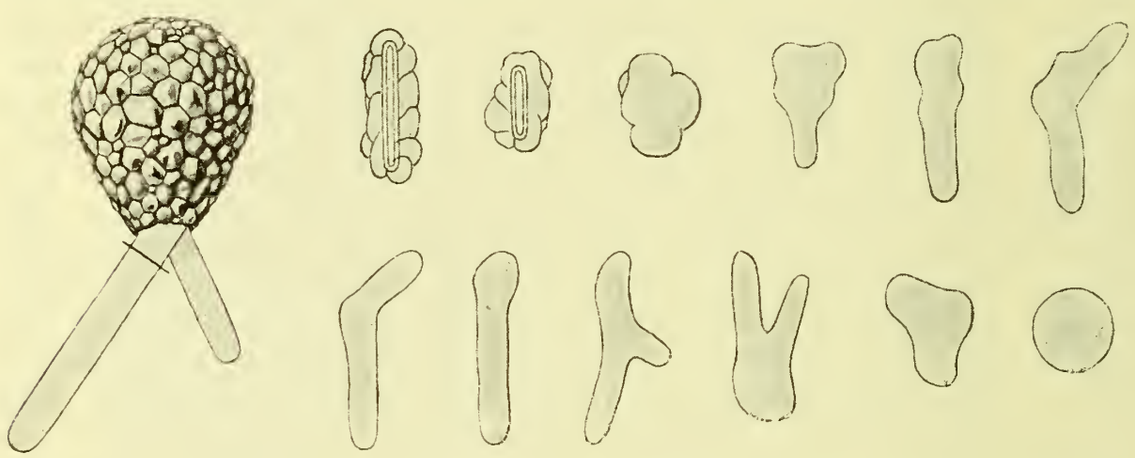


Fig. 283. Difflugia lobostoma mit zwei aus dem Sandgehäuse tretenden Pseudopodien, von denen das gröfsere durch einen Schnitt abgetrennt wird. Daneben von links oben bis rechts unten die Veränderungen, welche die abgeschnittene Protoplasmamasse im Verlauf einiger Stunden durchmacht. Zuerst normale Bewegung durch Pseudopodienbildung, schliefslich Absterben in der Kugelform.

ihnen und anderen Stoffen des Zellkörpers wird verständlich, wenn wir daran denken, dafs ja die Stärke der Molekularattraktion durch Veränderungen der chemischen Konstitution der Moleküle beeinflufst wird. Oben hatten wir gesehen, dafs die Kohäsion durch die Oxydation der Biogenmoleküle vermindert wird. Tritt nunmehr der Zerfall der Biogenmoleküle ein, so liegt wohl die Vorstellung nahe, dafs diese tiefgehende Änderung ihrer chemischen Konstitution wieder mit einer Zunahme der Kohäsion verbunden ist.

Auf Grund dieser Vorstellung würden wir uns etwa folgendes Bild von dem Mechanismus der amöboïden Protoplasmabewegung machen können. Gehen wir aus von der Kugelform der amöboïden Zelle, so würde durch die Einfügung des Sauerstoffs in die Biogenmoleküle an einer beliebigen Stelle der Peripherie die Oberflächenspannung lokal herabgesetzt werden, das Protoplasma würde sich vor-

[1]) Julius Bernstein: „Chemotropische Bewegung eines Quecksilbertropfens. Zur Theorie der amöboïden Bewegung.“ In Pflügers Arch. Bd. 80, 1900.

buchten, und da hierdurch immer neue Biogenmoleküle mit dem Sauerstoff des umgebenden Mediums in Berührung kämen, würde sich je nach der eigentümlichen Beschaffenheit des Protoplasmas ein mehr oder weniger langes Pseudopodium bilden. Das wäre die Mechanik der Expansionsphase. Durch die Einfügung des Sauerstoffs hätten dann die Biogenmoleküle den Höhepunkt ihrer labilen Konstitution erreicht. Sie würden in gewissem Grade schon spontan zerfallen, in höherem Maſse aber bei Einwirkung dissimilatorisch erregender Reize. Mit ihrem Zerfall würde die Oberflächenspannung wieder gröſser, und so müſste das gereizte Protoplasma in zentripetaler Richtung wieder zurückfliefsen, so daſs das Pseudopodium sich einzöge, eine Erscheinung, die ja durch die verschiedensten Reize in so überaus charakteristischer Weise hervorzurufen ist. Das wäre die Mechanik der Kontraktionsphase. Nach ihrer Rückkehr zum zentralen Zellkörper hätten die Biogenmoleküle Gelegenheit, sich mit Hilfe der vom Protoplasma und Zellkern produzierten Stoffe, die zum intakten Leben der Zelle unumgänglich notwendig sind, wieder zu regenerieren, um dann nach Einfügung des Sauerstoffs ihren Weg von neuem zu beginnen.

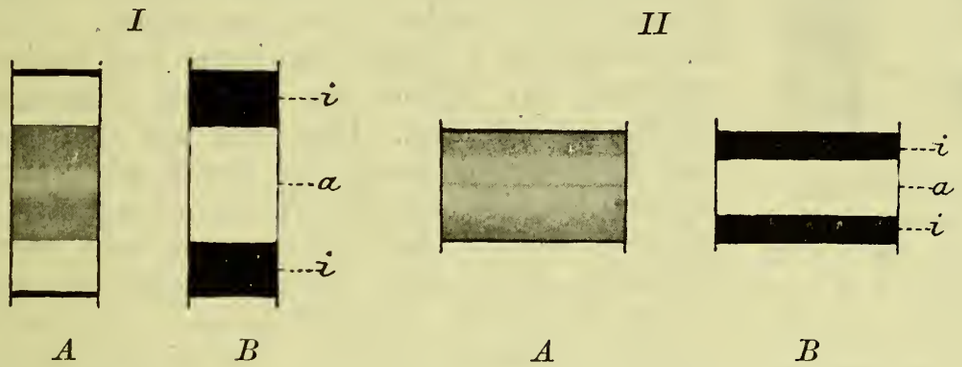


Fig. 284. Muskelsegmente in der Ruhe und in der Kontraktion. *I* In der Ruhe, *II* in der Kontraktion; *A* in gewöhnlichem, *B* in polarisiertem Licht. *a* Anisotrope, *i* isotrope Schichten.

Auf Grund dieser Vorstellung werden ferner alle speziellen Erscheinungen, die sich bei der Bewegung amöboïder Protoplasmamassen zeigen, verständlich. Vor allem erklären sich daraus auch ohne weiteres die Nekrobiose-Erscheinungen nackter Protoplasmamassen, wie man sie z. B. bei den abgeschnittenen, kernlosen, hyalinen Pseudopodien von Difflugien etc. sehr schön verfolgen kann (Fig. 283): das anfängliche Fortbestehen der amöboïden Bewegung, das allmähliche Aufhören der Pseudopodienbildung und endlich das Absterben im kugeligen Kontraktionszustande[1]). Anfangs, gleich nach dem Abschneiden der Masse, stehen noch eine Menge der Kern- und Protoplasmastoffe, welche die Biogenmoleküle zu ihrer Regeneration brauchen, im Protoplasma zur Verfügung. Die Ausstreckung und Einschmelzung der Pseudopodien geht daher anfangs wie vorher noch ungestört weiter. Allmählich werden diese Stoffe aber verbraucht, die oxydierten Biogenmoleküle zerfallen, die Pseudopodien ziehen sich ein, die Regeneration der Biogene wird unmöglich, und die unfertigen Biogenreste sind nicht fähig, sich zu oxydieren. Es werden daher keine neuen Pseudopodien mehr gebildet, und wenn alle oxydierten Biogenmoleküle zerfallen sind, stirbt die Masse ab, ohne mehr ihre Kugelform zu verändern.

[1]) Vergl. pag. 353.

Die oben entwickelte Vorstellung vom Mechanismus der amöboïden Protoplasmabewegung hat aber zugleich auch den grofsen Vorteil, dafs sich ihre Prinzipien unter Berücksichtigung der besonderen Verhältnisse im einzelnen Falle auf sämtliche andere Kontraktionserscheinungen, auf die Erscheinungen der Protoplasmaströmung in den Pflanzenzellen ebenso wie auf die der Flimmerbewegung und auch der Muskelbewegung anwenden lassen. Wir wollen hier nur noch den kompliziertesten Fall, die Bewegung der quergestreiften Muskeln, herausgreifen. Beim Muskel müssen wir das einzelne Muskelsegment ins Auge fassen, denn der Bewegungsvorgang spielt sich schon an jedem einzelnen Muskelsegment ab. Wie wir bereits früher sahen[1]), besteht das Muskelsegment aus zwei verschiedenen Substanzen, der in der Mitte gelegenen, festeren anisotropen Substanz und der zu beiden Seiten der letzteren aufgelagerten isotropen Substanz (Fig. 284). Die mikroskopisch sichtbaren Erscheinungen bei der Kontraktion und Expansion, wie sie Engelmann[2]) und andere bis in die Einzelheiten festgestellt haben, bestehen im wesentlichen darin, dafs bei einer auf Reizung erfolgenden Kontraktion isotrope Substanz von beiden Seiten in die anisotrope hineinfliefst, so dafs die anisotrope an Volumen zunimmt und breiter wird, während die Höhe des ganzen Segments entsprechend abnimmt. Das, was wir als die elementare Grunderscheinung bei der Muskelkontraktion beobachten, ist also eine Vermischung zweier Substanzen, die in der Ruhe ungemischt aneinander grenzten, und zwar dringen Stoffe der isotropen Substanz als der beweglicheren in die anisotrope, die fixe Substanz hinein. Dabei ist die Tatsache beachtenswert, die E. A. Schäfer[3]) fand, dafs nämlich die anisotrope Substanz, die ihren Ort nicht verändert, durch das bereits früher erwähnte Röhrchensystem[4]) dem Zuflusse der isotropen Stoffe eine möglichst grofse Oberfläche darbietet, so dafs die Durchmischung sehr schnell geschehen kann. Denken wir uns nun, dafs beim explosiven Zerfall der Biogene, sei es in der isotropen Substanz, sei es in der anisotropen, die von Engelmann für das speziell kontraktile Element gehalten wird, sich die chemische Konstitution der zerfallenen Biogenmoleküle derart veränderte, dafs eine molekulare Attraktion zwischen ihnen und gewissen Stoffen der anderen Substanz entstände, so müfste sich die Oberflächenspannung zwischen beiden Schichten vermindern resp. gleich 0 werden, d. h. es müfste eine Vermischung, eine Durchdringung beider Substanzen eintreten. Dabei müfste die isotrope als die beweglichere in die anisotrope als die am Orte fixierte Substanz

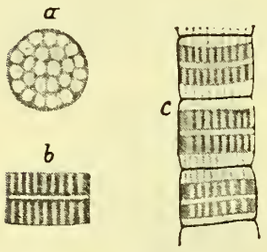


Fig. 285. Muskelsegmente von der Wespe mit den Röhrchen der anisotropen Substanz. *a* Anisotrope Schicht von oben gesehen, *b* von der Seite; *c* drei Muskelsegmente. Nach Schäfer.

[1]) Vergl. pag. 259.

[2]) Vergl. pag. 261.

[3]) E. A. Schäfer: „On the minute structure of the muscle-columns or sarcostyles which form the wing-muscles of insects. Preliminary note.“ In Proceedings of the Royal Society Vol. 49, 1891. — Derselbe: „On the structure of cross-striated muscle.“ In Monthly International Journal of Anatomy and Physiology Vol. 8, 1891. — Derselbe: „On the structure of amoeboïd protoplasm, with a comparison between the nature of the contractile process in amoeboïd cells and in musculatur tissue, and a suggestion regarding the mechanism of ciliary Motion.“ In Proceedings of the Royal Society Vol. 49, 1891.

[4]) Vergl. pag. 261.

hineindiffundieren, d. h. das Muskelsegment müfste an Höhe ab- und an Breite zunehmen. Wir hätten dann hier im Prinzip denselben Vorgang wie bei der Quellung, nur dafs es sich nicht, wie Engelmann annimmt, um eine blofse Wasseraufnahme handelte, sondern um eine chemische Quellung, bei der mit dem Wasser gleichzeitig ein Übertritt anderer chemischer Stoffe stattfindet, vor allem jedenfalls solcher, die bei der Regeneration der zerfallenen Biogenmoleküle in Frage kommen. In dem Mafse aber, wie die Biogenmoleküle sich wieder regenerierten und schliefslich durch Einfügung von Sauerstoff wieder den Höhepunkt ihrer labilen Konstitution erreichten, wäre wiederum die Ursache für eine Veränderung der Molekularbeziehungen gegeben, und so könnten wir uns vorstellen, dafs jetzt umgekehrt wie vorher eine Entmischung, eine Trennung der beiden Substanzen stattfände, die dem Muskelsegment wieder seine frühere Gestalt gäbe. Mögen sich nun auch die Vorgänge, die sich ja zur Zeit noch vollständig unserer Kenntnis entziehen, in Wirklichkeit noch bedeutend anders abspielen, jedenfalls scheint das Prinzip der Beeinflussung der Molekularattraktion durch die Veränderungen der chemischen Konstitution der Moleküle, dasselbe Prinzip, das die amöboïde Bewegung verständlich macht, auch im stande zu sein, künftig die noch so dunkle Erscheinung der Muskelbewegung in ihren wesentlichen Punkten aufzuhellen. Auch Bernstein[1]) ist übrigens in neuester Zeit zu dem Ergebnis gelangt, dafs die Muskelkontraktion auf der Entwicklung einer durch chemische Prozesse erzeugten Oberflächenenergie beruhe, nur nimmt er als Entstehungsort der erhöhten Oberflächenspannung in der Muskelfaser die Grenzfläche zwischen der Substanz der Primitivfibrillen und des Sarkoplasmas an. Mag das nun zutreffen oder nicht, jedenfalls handelt es sich auch hier um das gleiche Prinzip der Umsetzung von chemischer Energie in Oberflächenenergie.

Hier mündet aber unsere Betrachtung des Mechanismus der Kontraktionsbewegungen von selbst wieder in unsere Vorstellung von dem Energiewechsel bei der Muskeltätigkeit ein, und wir sind wieder zu derselben Auffassung gelangt, die wir auf einem ganz anderen Wege bereits gewonnen hatten, dafs nämlich die Tätigkeit des Muskels auf dem Wechsel von Zerfall und Regeneration der lebendigen Protoplasmateilchen beruht.

* * *

Wir stehen jetzt am Ende unserer Untersuchungen über die Mechanik des Zelllebens. Ausgehend von der Vorstellung, dafs im Stoffwechsel der eigentliche Lebensvorgang liegt, dessen Ausdruck die mannigfachen Lebenserscheinungen sind, mufsten wir die elementaren Lebenserscheinungen der Zelle auf die Kette der Stoffwechselvorgänge, durch welche die einzelnen Teile der Zelle untereinander und mit der Aufsenwelt verbunden sind, zurückzuführen suchen, und gerade unsere letzten Erörterungen über die Bewegungserscheinungen in der Zelle liefern uns das beste Beispiel dafür, wie die Erscheinungen des Formwechsels und Energiewechsels untrennbar mit den Vorgängen des Stoffwechsels verknüpft sind, wie alle drei in Wirklichkeit ein

[1]) Bernstein: „Die Kräfte der Bewegung in der lebendigen Substanz.“ Braunschweig 1902.

einziges Ganzes bilden, das nur der Betrachtung verschiedene Seiten bietet. Soweit es unsere wissenschaftlichen Erfahrungen bisher ermöglichen, haben wir unsere Aufgabe zu lösen gesucht. Freilich hat dabei manche Vermutung, manche Hypothese die weiten Zwischenräume zwischen den bisherigen Kenntnissen ausfüllen müssen, und manche empfindliche Lücke bleibt trotzdem noch offen. Aber die Zellularphysiologie ist eben erst im Entstehen begriffen, und die eiserne Notwendigkeit ihrer Entwicklung, verbunden mit ihrer grofsen Leistungsfähigkeit, ermutigen zu den höchsten Erwartungen von ihrer Seite.

III. Die Verfassungsverhältnisse des Zellenstaates.

Hat bis jetzt bei allen unseren Untersuchungen und Experimenten, Erörterungen und Theorien immer die einzelne Zelle als selbständiger Elementarorganismus im Vordergrunde des Interesses gestanden, so bleibt uns nunmehr am Ende des langen Weges, den wir im Verfolg des physiologischen Problems zurückgelegt haben, noch übrig, auf den Mechanismus einzugehen, der aus dem Zusammenleben der Zellen im Zellenstaate resultiert. Das Leben des vielzelligen Organismus ist nicht blofs eine einfache Summationserscheinung aus dem Leben der einzelnen Zellen, die seinen Zellenstaat zusammensetzen; es sind vielmehr durch das Zusammenleben der einzelnen Zellen noch mancherlei besondere Verhältnisse bedingt, die in den Lebenserscheinungen des vielzelligen Organismus ebenfalls zum Ausdruck kommen.

A. Selbständigkeit und Abhängigkeit der Zellen.

Wir haben an einer anderen Stelle gesehen, dafs die Gröfse der einzelnen Zelle nur eine sehr beschränkte ist und sein kann[1]). Aus dieser Tatsache ergibt sich eine wichtige Konsequenz. Ein gröfserer Organismus kann niemals von einer einzigen Zelle gebildet werden, die Entstehung eines gröfseren Organismus ist vielmehr nur möglich durch Aufbau aus vielen einzelnen Zellen. In der Tat wissen wir ja, dafs alle gröfseren Organismen Zellenstaaten sind. Aber durch die Vereinigung mit anderen ihresgleichen sind Verhältnisse gegeben, die das Leben der einzelnen Zelle bedeutend beeinflussen, so dafs sich die Lebenserscheinungen der Zelle anders gestalten, als wenn sie frei lebte. Wie jede Staatenbildung erfordert auch die Bildung des Zellenstaates einen Kompromifs zwischen den einzelnen Individuen. Ohne einen solchen Kompromifs ist keine Staatenbildung denkbar. Der Kompromifs besteht darin, dafs jede Zelle ein Stück ihrer Selbständigkeit aufgibt für den Nutzen, den sie aus dem Zusammenleben mit anderen Zellen zieht. Die spezielle Form dieses Kompromisses zwischen den einzelnen Kontrahenten ist aber im gegebenen Fall ungeheuer verschieden. Wir finden in den Zellenstaaten der Organismenreihe noch viel mannigfachere Verfassungsformen verwirklicht, als wir sie in der menschlichen Gesellschaft entwickelt sehen, und es würde eine überaus lohnende Aufgabe sein, die moderne Soziologie einmal unter Berücksichtigung der tatsächlichen Verfassungsformen verschiedener Zellenstaaten zu behandeln. Es würden zweifellos manche

[1]) Vergl. pag. 84 und 569.

soziale Reformvorschläge ganz anders ausfallen, als wir sie jetzt bisweilen vernehmen.

Selbstverständlich kann ein Zellenstaat nur leben, wenn seine einzelnen Konstituenten ein eigenes Leben führen, denn das Leben des Zellenstaates ist nur der Ausdruck des Lebens der einzelnen Zellen. Aufser den Zellen ist nichts Lebendiges im Zellenstaat. Die selbständige Lebenstätigkeit der einzelnen Zelle ist also unumgängliche Vorbedingung für das Leben des zusammengesetzten Organismus. Wie viel aber die einzelne Zelle von ihrer Selbständigkeit aufgibt, dadurch, dafs sie sich mit anderen vereint, das unterliegt einer ungeheuren Mannigfaltigkeit. Etwas mufs sie immer aufgeben, das ist ohne weiteres klar, wenn wir daran denken, dafs durch das Zusammenleben verschiedener Zellen die äufseren Lebensbedingungen für die einzelne Zelle in hohem Grade verändert werden. Ja, Zellen, die das freie Einzelleben dauernd mit dem Leben im Zellenstaate vertauscht haben, wie die Gewebezellen der höheren Pflanzen und Tiere, gehen sogar meistens in kurzer Zeit zu Grunde, wenn sie aus dem Verband mit ihren Genossinnen getrennt werden. Die übrigen Zellen des Zellenstaates sind geradezu eine äufsere Lebensbedingung für die Gewebezelle geworden.

Dieses Abhängigkeitsverhältnis, in dem die Zellen des Zellenstaates zueinander stehen, ist um so geringer und die Selbständigkeit der einzelnen Zelle um so gröfser, je tiefer wir in der Organismenreihe hinabsteigen, je mehr noch die einzelnen Zellen des Zellenstaates einander gleichen.

Die einfachsten Verhältnisse haben wir im Reiche der Protisten. Hier finden wir noch Zellenstaaten mit dem Urtypus einer echt republikanischen Verfassung, Zellenstaaten, in denen jede Zelle der anderen tatsächlich noch gleich ist und die Fähigkeit besitzt, auch unabhängig von den anderen allein für sich zu existieren. Ein Carchesiumstöckchen (Fig. 286 I), eine Eudorinakolonie, eine Magosphärakugel (Fig. 286 *II*) sind solche wahren Zellenrepubliken. Bisweilen trennen sich die Mitglieder dieser Staaten voneinander und führen ein unabhängiges Leben weiter. Aber so lange sie im Staate miteinander vereint sind, besteht selbst in diesen echt republikanischen Zellenstaaten trotz der hohen Selbständigkeit der einzelnen Zellen ein gewisses Abhängigkeitsverhältnis. Das einzelne Carchesium wird durch seine Nachbarn beeinflufst. Zuckt einer seiner Nachbarn plötzlich zusammen, so wird es durch die Erschütterung ebenfalls zu einer Zuckung veranlafst. Die einzelne Eudorina- oder Magosphärazelle ist ebenfalls in ihrer Bewegung abhängig von den anderen. Der Schlag ihrer Wimpern treibt sie nicht hin, wo sie bei freier Beweglichkeit hinschwimmen würde, sondern er ist nur eine der vielen Komponenten, aus denen die Bewegung der ganzen kugeligen Kolonie resultiert.

Viel gröfser als in diesen wahren Zellenrepubliken des Protistenreiches ist aber die Abhängigkeit der Zellen schon in den Zellenstaaten der Pflanzen und der niedrigsten, in sozialer Beziehung mit ihnen auf gleicher Stufe stehenden Coelenteraten. Man hat auch die Verfassung der Pflanzen noch als eine republikanische bezeichnet im Gegensatz zu der mehr monarchischen Verfassung der Tiere. Das ist richtig; allein die Verfassung des Zellenstaates der Pflanzen, Schwämme, Hydroïdpolypen ist nicht mehr die primitive Form der Republik, wie

wir sie bei den Protistenkolonien sahen. Wir finden hier schon nicht mehr die Fähigkeit der einzelnen Zelle, aus der Gemeinschaft der anderen getrennt selbständig für sich existieren zu können. Die Abhängigkeit von den anderen Zellen ist schon zu grofs. Dagegen können kleinere Gruppen von Zellen sich noch selbst erhalten und gesondert weiter leben. Man kann z. B. die Blätter mancher Pflanzen, wie Vöchting[1]) gezeigt hat, in winzig kleine Stücke zerhacken und aus

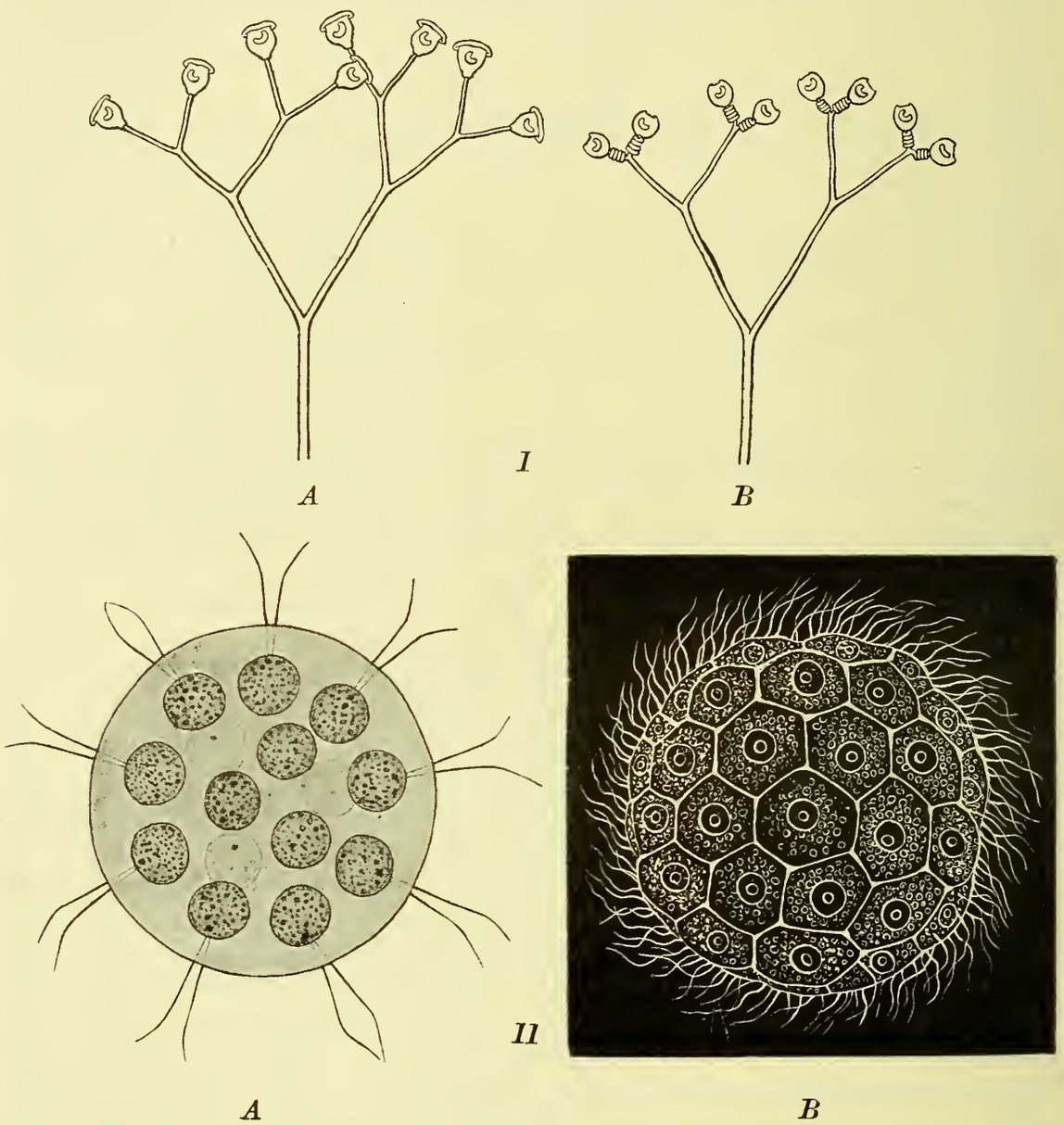


Fig. 286. *I* Carchesium polypinum, ein Ciliatenstock. *A* Die einzelnen Individuen auf ihren Stielen sind ausgestreckt. *B* Die einzelnen Individuen sind infolge einer Erschütterung zusammengezuckt. *II A* Eudorina elegans, eine Flagellaten-Kolonie, *B* Magosphaera planula, eine Ciliaten-Kolonie. Nach Haeckel.

dem Brei wieder ganze Pflanzen züchten, und ebenso lebt jedes Stück einer zerschnittenen Hydra, wie wir sahen, selbständig weiter (Fig. 2 pag. 62).

Noch enger wie bei den Pflanzen und niedrigsten Coelenteraten ist die Abhängigkeit der einzelnen Zellen voneinander in manchen Ge-

[1]) H. Vöchting: „Über die Regeneration der Marchantien.“ In Pringsheims Jahrb. f. wissensch. Bot. Bd. 16, 1885.

weben der höheren Tiere. Hier herrscht bereits eine ausgesprochene Despotie. Ein interessantes Beispiel liefert die Verfassung der Flimmerepithelien. Bekanntlich besteht ein Flimmerepithel aus vielen nebeneinanderliegenden Reihen hintereinander angeordneter Flimmerzellen, deren jede eine Anzahl Flimmerhaare besitzt (Fig. 287 *I*). Die Flimmerhaare dieser Zellen sind in einem schnellen, rhythmischen Schwingen begriffen. Dabei fällt aber in die Augen, daſs die Flimmerbewegung der einzelnen Zellen einer Reihe nicht regellos und unabhängig voneinander geschieht, sondern daſs eine Metachronie des Wimperschlages besteht[1]), in der Weise, daſs die Flimmerhaare sämtlicher Zellen, von der obersten Zelle der Reihe angefangen, in regelmäſsiger Reihenfolge hintereinander schlagen. Viel besser als am mikroskopischen Flimmerepithel der Wirbeltiere kann man übrigens diese Erscheinung

I *II* *III*

Fig. 287. Flimmerepithel. *I* Drei aneinanderhängende Flimmerzellen aus dem Nebenhoden. Nach Schiefferdecker. *II* Beroë ovata mit den vier Flimmerplättchenreihen der einen Seite. *III* Flimmerreihe einer Beroë von der Seite. Das Plättchen bei * ist mit einer feinen Lanzette durch Zurückbiegen fixiert, so daſs es nicht schlagen kann. Infolgedessen laufen die Wimperwellen von oben her nur bis zu diesem Plättchen, während die davon abwärts gelegenen Plättchen stillstehen.

an den Flimmerplättchenreihen der Ktenophorenrippen beobachten (Fig. 287 *II*). Hier, wo die Flimmerplättchen mit bloſsem Auge sehr deutlich zu sehen sind, und wo die Bewegung oft sehr langsam geht, bemerkt man ohne weiteres, daſs jedes Plättchen nur schlägt, wenn das vorhergehende geschlagen hat, und dann wieder in Ruhe bleibt, bis vom ersten Plättchen her eine neue Schlagwelle kommt. Schneidet man aus einer Beroë eine solche Rippe mit dem darunter liegenden Gewebe heraus, so hat man eine Flimmerreihe in übersichtlichster Form. Beim obersten Plättchen beginnt die Bewegung und pflanzt sich fort auf alle folgenden. Ist das oberste Plättchen in Ruhe, so sind es auch alle folgenden, nie schlägt ein Plättchen in der Mitte der Reihe, während die vorhergehenden in Ruhe sind. Hält man ein Plättchen mitten in der Reihe fest, so laufen die Flimmerwellen von oben her nur bis zu diesem Plättchen, hier bleiben sie stehen und

[1]) Vergl. pag. 265.

alle Plättchen abwärts in der Reihe stehen still (Fig. 287 *III*). So steht also jedes Plättchen in engstem Abhängigkeitsverhältnis von dem nächstoberen und kann sich niemals selbständig bewegen. Alle Plättchen aber werden auf diese Weise von dem ersten Plättchen der Reihe in ihrer Bewegung bestimmt (Fig. 288 *A*). Trotzdem besitzt jedes Plättchen in potentia noch eine gewisse Selbständigkeit. Schneidet man z. B. die Reihe durch, so übernimmt das Plättchen, das jetzt als erstes in der Reihe steht, die Führung und beherrscht durch seinen Schlag und seine Ruhe die sämtlichen abwärts in der Reihe stehenden Plättchen, so dafs die beiden getrennten Hälften der Reihe nun in gesondertem Rhythmus schlagen (Fig. 288 *B*). Ja, jedes einzelne aus der Reihe herausgenommene Plättchen, vorausgesetzt, dafs noch die zu ihm gehörigen Zellkörper daran haften, schlägt selbständig in rhythmischer Weise für sich. Wir haben hier einen interessanten Fall vollständiger Subordination. Jede Flimmerzelle eines Epithels besitzt isoliert, solange sie am Leben bleibt, vollkommene Autonomie ihrer Bewegung, im Verbande mit ihresgleichen dagegen hat sie die Selbständigkeit ihrer Bewegung vollkommen aufgegeben. Dieses Verhältnis ist nötig, damit ein metachroner Flimmerschlag, der in moto-

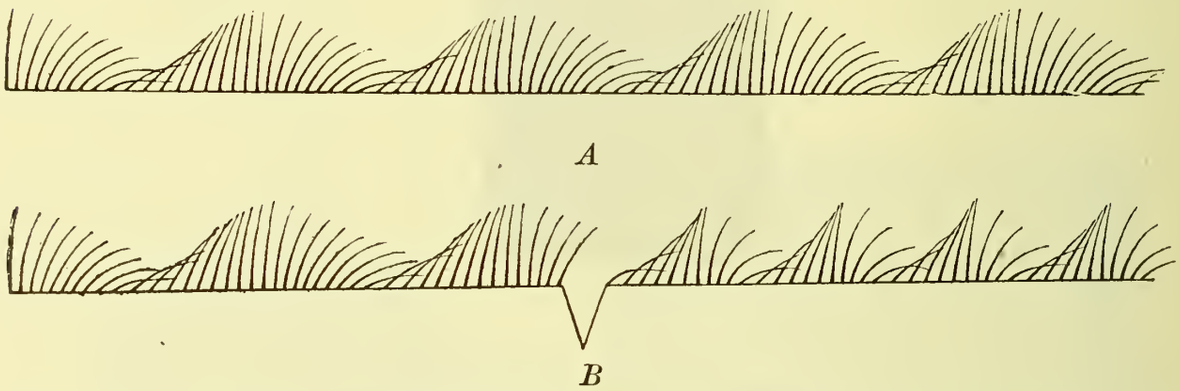


Fig. 288. *A* Intakte Wimperreihe mit ungestörter Metachronie des Schlages. Die oberste (linke) Wimper gibt den Rhythmus an, und die übrigen folgen in demselben Rhythmus nach. *B* Wimperreihe, die in der Mitte durch einen Einschnitt in zwei Hälften getrennt ist. Jede Hälfte schlägt in eigenem Rhythmus.

rischer Beziehung wesentliche Vorteile bietet, zustande kommt. Daher finden wir auch dasselbe Verhältnis nicht blofs zwischen den einzelnen Flimmerzellen eines Epithels, sondern auch schon zwischen den einzelnen Flimmerhaaren einer Zelle. In einer langen Reihe von Flimmerhaaren, wie sie z. B. bei Wimperinfusorienzellen besonders deutlich zu sehen sind, besteht dieselbe Metachronie des Schlages. Kein Flimmerhaar schlägt, ehe das vorhergehende geschlagen hat. Steht das oberste ruhig, so steht die ganze Reihe still. Und dennoch zeigt auch hier jedes einzelne Haar, aus dem Konnex mit den anderen getrennt, vollkommene Selbständigkeit der Bewegung. Schneidet man z. B. bei Spirostomum die lange Peristomwimperreihe an einer Stelle ein, so können beide Hälften unabhängig voneinander schlagen[1]). Ja, trennt man ein einzelnes Wimperhaar mit einem Tröpfchen daran hängenden Protoplasmas vom Zellkörper ab, so schlägt es rhythmisch selbständig weiter, bis es zu Grunde geht. Wir müssen also annehmen,

[1]) Verworn: „Psycho-physiologische Protistenstudien.“ Jena 1889.

dafs die vollständige Abhängigkeit, in der das einzelne Flimmerhaar ebenso wie die einzelne Flimmerzelle von den nächstoberen steht, bedingt ist durch irgend einen Mechanismus des basalen Protoplasmas, der jede selbständige Bewegung verhindert und nur Impulse von oben her übermittelt[1]). Das ist aber nur möglich, wenn beim Flimmerepithel eine ununterbrochene Kontinuität des basalen Protoplasmas durch die ganze Zellenreihe hin besteht. In der Tat wissen wir auch, dafs protoplasmatische Verbindungen zwischen den einzelnen Zellen im Zellenstaat der Pflanzen wie der Tiere weit verbreitet sind.

Die weitgehendste Despotie aber haben wir schliefslich beim höheren Tier in der Herrschaft der Nervenzellen über die Zellen der verschiedenartigsten Gewebe. Je höher wir in der Tierreihe hinaufsteigen, um so mehr sehen wir die Tendenz der Nervenzellen, ihre Herrschaft auf alle Gewebe des Körpers auszudehnen. Dabei geht der Verlust der Selbständigkeit bei vielen Gewebezellen so weit, dafs ihre Lebenstätigkeit, solange sie nicht durch Impulse von den Nervenzellen her erregt wird, auf ein Minimum herabsinkt. Die Spontaneität geht scheinbar ganz verloren. Ein Muskel führt bei den Wirbeltieren nie mehr spontan eine Zuckung aus, nur allein die Ganglienzellen des Zentralnervensystems können ihn durch ihre Impulse zu einer Kontraktion veranlassen. Freilich dürfen wir uns durch das Fehlen der spontanen Zuckungen beim Muskel nicht verführen lassen, zu glauben, dafs die Stoffwechselvorgänge, welche die Muskeltätigkeit charakterisieren, während der Ruhe vollständig stillstehen. Das ist nur scheinbar der Fall. Wie uns der Vergleich des zum Muskel strömenden arteriellen Blutes mit dem aus dem Muskel kommenden venösen Blute lehrt, verlaufen auch während der Ruhe im Muskel dieselben Stoffwechselprozesse wie in der Tätigkeit, aber in so geringem Umfange und so gleichmäfsig, dafs es nicht zu einer Zuckung kommt. Erfahren sie aber durch Nerveneinflufs eine plötzliche Steigerung, so tritt die Zuckung ein. Ganz analog dem Abhängigkeitsverhältnis der Muskelzellen ist das Verhältnis vieler anderer Gewebezellen, z. B. der Drüsenzellen zum Zentralnervensystem, und sogar das Verhältnis der Ganglienzellen untereinander ist zum Teil von derselben Art.

Das allgemeine Prinzip, das der Bildung des Zellenstaates und damit der Entstehung eines mehr oder weniger engen Abhängigkeitsverhältnisses der einzelnen Zellen voneinander zu Grunde liegt, ist dasselbe Prinzip, das überhaupt alle Entwicklung beherrscht. Es ist das Prinzip der Utilität. Das Zusammenbleiben der Zellen nach der Teilung und damit zunächst die Entstehung eines aus mehreren gleichartigen Zellen bestehenden Staates, wie wir sie bereits im Protistenreich finden, hat schon den Vorteil des gröfseren Schutzes für die einzelne Zelle. Durch das blofse Zusammenbleiben der Zellen ist aber, wie wir sahen, schon ein gewisses Abhängigkeitsverhältnis der einzelnen Zellen voneinander bedingt. Dafs dieses Abhängigkeitsverhältnis, je weiter wir in der Entwicklungsreihe der Organismen aufwärts steigen, um so enger und fester wird, beruht wiederum nur auf der Wirkung des Utilitätsprinzips: denn je gröfser die Einheitlichkeit in der Verwaltung des ganzen Zellenstaates, um so sicherer und gröfser ist nicht nur die Leistung des Ganzen, um so gröfser ist

[1]) Verworn: „Studien zur Physiologie der Flimmerbewegung.“ In Pflügers Arch. Bd. 48, 1890.

auch der Nutzen, den die einzelne Zelle von dem Zusammenleben hat. Die Einheitlichkeit der Verwaltung des Zellenstaates wird aber durch das Abhängigkeitsverhältnis der einzelnen Zelle von den übrigen Zellen wesentlich bestimmt. Wie schliefslich derartige zweckmäfsige Einrichtungen sich auf natürliche Weise entwickeln müssen, dafür hat uns die Sektionstheorie Darwins, die das Problem aller Zweckmäfsigkeit in der organischen Welt zuerst naturwissenschaftlich behandelt hat, ein allgemein mechanisches Verständnis zu liefern gesucht. Freilich sind die unmittelbaren mechanischen Ursachen in jedem einzelnen Falle erst zu untersuchen.

B. Differenzierung und Arbeitsteilung der Zellen.

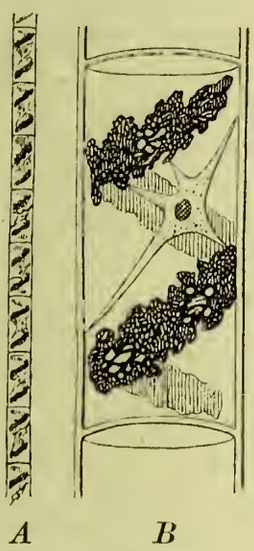
In der Entwicklung eines Abhängigkeitsverhältnisses der Zellen voneinander bei der Entstehung des Zellenstaates haben wir nur eine Folge des Zusammenlebens der Zellen kennen gelernt. In der Tat ist das auch die einzige Folge, solange der Zellenstaat gewisse Dimensionen nicht überschreitet. Wird der Zellenstaat nach allen Dimensionen gröfser, entwickelt er sich zu einer kompakten Masse, so macht sich aber eine andere notwendige mechanische Folge des Zusammenlebens bemerkbar, das ist die Differenzierung und Arbeitsteilung der Zellen.

Die Differenzierung der Zellen besteht bekanntlich darin, dafs die Zellen verschiedenartige Charaktere annehmen, so dafs ein Zellenstaat entsteht, der nicht mehr aus gleichartigen Zellen zusammengesetzt ist, sondern aus Zellen und Zellgruppen verschiedener Art. Damit sind nicht nur morphologische, sondern auch physiologische Unterschiede zwischen den einzelnen Zellen des Staates gegeben, d. h. die Leistungen der einzelnen Zellgruppen werden verschieden, und es findet eine Arbeitsteilung der einfachen Zellen oder Zellgruppen statt. Differenzierung und Arbeitsteilung sind voneinander untrennbar.

Die mechanischen Ursachen der Zellendifferenzierung im Zellenstaat liegen ziemlich klar zu Tage. Wir wissen, dafs die sämtlichen Eigenschaften eines Organismus, morphologische wie physiologische, der Ausdruck von der Wechselwirkung zweier Faktoren sind, nämlich der Beziehungen zwischen seinen inneren und äufseren Lebensbedingungen[1]). Verändert sich einer dieser beiden Faktoren, so ist damit auch eine Veränderung der Eigenschaften des Organismus verknüpft. Stellen wir uns daher eine Zelle vor, die sich durch fortgesetzte Teilung in lauter gleiche Nachkommen teilt, und nehmen wir an, dafs alle diese Nachkommen zusammenbleiben und einen Zellenstaat begründen, so werden sämtliche Konstituenten dieses Zellenstaates, die aus den fortgesetzten Teilungen hervorgehen, einander immer gleich bleiben, solange die äufseren Bedingungen, unter denen jede Zelle steht, dieselben sind, wie für jede andere. Solche Zellenstaaten haben wir im Protistenreich bereits kennen gelernt. Aber ein solcher Staat ist nur möglich, wenn die Zellen alle linien- oder flächenartig nebeneinander geordnet sind. Das ist in der Tat hier der Fall. Die gröfsten, aus gleichartigen Zellen zusammengesetzten Zellenstaaten, die wir unter den Protisten kennen, die bereits

[1]) Vergl. pag. 568—595.

zu den Pflanzen hinüber führen, die Algen, sind entweder Fäden, wie die Konferven (Fig. 289), oder blattartige Gebilde, wie die mächtigen Ulvaceen, in denen in einer Fläche Zelle an Zelle gereiht ist, so daſs der Teil ihrer Oberfläche, welcher frei bleibt, und der Teil, welcher von den Nachbarn begrenzt wird, in jeder Zelle derselbe ist. So steht jede Zelle unter den gleichen äuſseren Lebensbedingungen. Denken wir uns aber, daſs die aus der Teilung einer Zelle hervorgehenden Zellen nicht sämtlich unter den gleichen äuſseren Bedingungen bleiben, so müssen sich mit der Zeit Verschiedenheiten herausbilden, falls nicht die Zellen zu Grunde gehen. Dieser Fall ist realisiert bei der Bildung eines jeden Zellenstaates, dessen Zellenarten nicht flächenhaft angeordnet sind, sondern sich als gröſsere solide Komplexe nach allen Seiten des Raumes verteilen. Hier stehen die Zellen, welche im Innern des massigen Zellenstaates liegen, unter völlig anderen äuſseren Lebensbedingungen als die Zellen an der Oberfläche. In-



A *B*

Fig. 289.

Fig. 290.

Fig. 289. Spirogyra, eine vielzellige Alge des Süſswassers. *A* Stück eines vielzelligen Fadens. *B* Einzelne Zelle. Der Chlorophyllkörper zieht sich in jeder Zelle spiralig längs der inneren Zellwand hin.

Fig. 290. Protospongia Haeckelii. Nach Lang.

folgedessen müssen sie auch morphologisch und physiologisch in einen Gegensatz zu den letzteren treten, so daſs eine Differenzierung und Arbeitsteilung erfolgt. Die einfachsten Beispiele dafür haben wir ebenfalls schon in gewissen Formen der Protisten, die so ein äuſserst interessantes Übergangsglied zu den Zellenstaaten der Pflanzen oder der Tiere bilden. Eine derartige Organismenform ist z. B. die Protospongia Haeckelii (Fig. 290), eine Kolonie von Geiſselinfusorien, die im histologischen Bau eine gewisse Ähnlichkeit mit den niedrigsten Spongien hat. An der Oberfläche einer gallertigen Masse sitzen zahlreiche Kragengeiſselzellen, im Innern der Gallertmasse dagegen befinden sich viele amöboïde Zellen ohne Geiſsel. Hier haben wir also eine Differenzierung der im Innern und der an der Oberfläche lebenden Zellen, die bereits auſserordentlich augenfällig ist und deren Ursache ohne weiteres auf der Hand liegt. Besonders interessant ist aber an dieser Organisationsform, daſs die Differenzierung nur so lange existiert, als die Ursachen bestehen. Die amöboïden

Zellen des Innern haben nämlich die Fähigkeit, an die Oberfläche zu wandern, und in diesem Falle entwickeln sie sich ebenfalls zu Kragengeifselzellen. Bei diesen niedrigsten Formen des differenzierten Zellenstaates besitzen also die einzelnen Zellen noch die Fähigkeit der Umwandlung in andere Formen im höchsten Mafse.

Was wir im Protistenreiche nur in den ersten Andeutungen finden, die Differenzierung der Zellen durch Anpassung an die durch verschiedenartige Lagerung gegebenen äufseren Bedingungen, das ist für den Aufbau des pflanzlichen und tierischen Zellenstaates das fundamentale Prinzip, das in weitestgehendem Mafse und bis in die feinsten Einzelheiten hinein verwirklicht ist, und das schliefslich zum Aufbau eines so komplizierten Organismus führt, wie ihn der Zellenstaat des menschlichen Körpers bildet. Die ganze Entwicklung des kompliziertesten Tierkörpers mit allen seinen Differenzierungen beruht allein auf dem Prinzip, dafs die aus fortgesetzter Teilung der Eizelle hervorgehenden Zellen und Zellenhaufen, je weiter die Zellvermehrung fortschreitet aus dem einfachen mechanischen Grund ihrer verschiedenartigen relativen Lage, um so verschiedenartigere Wechselbeziehungen miteinander eingehen und um so verschiedenartigere äufsere Lebensbedingungen ertragen müssen, so dafs sie durch Anpassung an die sich immer mehr verändernden äufseren Verhältnisse schliefslich in allen ihren Eigenschaften immer mehr divergieren und sich differenzieren. Die Mechanik der ontogenetischen Entwicklung durchläuft hier, wie wir aus dem biogenetischen Grundgesetz wissen, soweit nicht speziellere Anpassungen ins Spiel kommen, im wesentlichen dieselben Wege, welche die Entwicklung der Organismen in der phylogenetischen Formenreihe durchlaufen hat. Die mechanischen Ursachen für die Differenzierung der Zellen bei der Bildung des Zellenstaates sind offenbar in ihren wesentlichsten Punkten die gleichen bei der Ontogenie wie bei der Phylogenie eines jeden Organismus. Freilich bleibt es noch der embryologischen Forschung der Zukunft vorbehalten, die überaus mannigfaltigen speziellen Verhältnisse, die ebenso verschieden sind, wie die Organismenformen selbst, im einzelnen aufzudecken.

Wenn wir die mechanischen Ursachen der Zellendifferenzierung im komplizierten Zellenstaat in der Veränderung ihrer Wechselbeziehungen mit der Umgebung suchen müssen, die für jede Zelle und Zellengeneration durch die fortgesetzte Zellteilung bedingt ist, so ist damit auch der Grund für eine Arbeitsteilung der Zellen bei der Entwicklung des Zellenstaates von selbst gegeben[1]). Die Leistung eines jeden vielzelligen Organismus ist Ausdruck der Tätigkeit seiner einzelnen Zellen. Sind die Zellen verschieden, so tragen sie auch in verschiedener Weise zur Gesamtleistung des ganzen Organismus bei. Dafs dieses Zusammenarbeiten ein einheitliches und zweckmäfsiges werden mufs, macht das Prinzip der Selektion verständlich, das alle organische Entwicklung, die phylogenetische in gleicher Weise wie die ontogenetische, beherrscht. Nur solche Zellenstaaten, in denen die aus der fortgesetzten Teilung der Eizelle hervorgehenden Zellengenerationen den speziellen Verhältnissen, unter die sie treten, in zweckmäfsiger Weise entsprechen, bleiben am Leben. Alle, bei denen das nicht der Fall wäre, müfsten im Kampf ums Dasein durch Selektion zu Grunde

[1]) Vergl. pag. 582.

gehen. Die vollkommenste Zweckmäfsigkeit ist aber da, wo die Einzelleistungen der verschiedenen Zellen so ineinandergreifen, dafs, obwohl jede Zelle oder Zellgruppe eine andere Leistung zu ihrer Spezialität entwickelt hat, dennoch diese Leistung allen übrigen Zellen zu gute kommt, ja, für alle übrigen notwendig ist. So wird die aufserordentlich weitgehende Differenzierung und erstaunlich feine Arbeitsteilung der einzelnen Zellen und Gewebe im Zellenstaat nach bekannten Prinzipien verständlich.

Infolge der weitgehenden Arbeitsteilung übernimmt jede Zellenart, jedes Gewebe, jedes Organ im vielzelligen Staate eine ganz spezielle Aufgabe, und diese Aufgabe bezeichnet die Physiologie seit alter Zeit als die „physiologische Funktion" des betreffenden Zellenkomplexes. Alle elementaren Lebenserscheinungen, die sich bei den niedrigsten Organismen in der einzelnen Zelle abspielen, werden im vielzelligen Organismus als spezielle Funktionen in besonderem Grade von bestimmten Zellgruppen entwickelt und in weitestgehender Weise besonderen Zwecken angepafst. So entwickelt sich die Bewegung durch einseitige Ausbildung der Kontraktilität bei den höheren Tieren zur besonderen Funktion der Muskelzellen. So bildet sich die Reizperzeptionsfähigkeit in besonders hohem Grade als Funktion der Sinnesorgane aus. So steigert sich die Reizleitungsfähigkeit in erstaunlicher Weise zu der Funktion der Nerven. So erfährt die Erscheinung der Sekretion in der Funktion der Drüsenzellen ihre höchste Ausbildung etc. Trotzdem behält jede Zellenart alle elementaren Lebenserscheinungen bei, nur wird die eine Lebenserscheinung in besonders hohem Grade als Spezialität entwickelt. Je mehr aber die Spezialitäten der einzelnen Zellen und Zellgruppen allen Zellen zu gute kommen und die Lebensprozesse derselben unterstützen, um so mehr entwickelt sich ein Zellenstaat, der, wie vor allem der Körper der höheren und höchsten Tiere einen Mechanismus vorstellt, welcher trotz seines aufserordentlich grofsen Umfanges und seiner ungeheueren Komplikation doch in allen seinen Teilen ein einheitliches Zusammenwirken zeigt.

C. Zentralisation der Verwaltung.

Verfolgen wir den letzten Punkt, die Entwicklung einer Einheitlichkeit im Zusammenwirken der Zellen und Gewebe des Zellenstaates, noch etwas genauer, so finden wir, dafs in dieser Beziehung aufser dem Prinzip der Abhängigkeit und der Differenzierung der Zellen noch ein drittes Prinzip in Betracht kommt: das ist das Prinzip der Zentralisation der Verwaltung. Aber dieses Prinzip ist mit den beiden andern aufs engste verbunden, es ist, unter dem Gesichtspunkte der natürlichen Selektion betrachtet, gewissermafsen eine notwendige Folge der beiden ersteren Momente, die sich um so mehr geltend macht, je mehr diese sich entwickeln.

Je weiter die Differenzierung der Zellen geht, je enger das Abhängigkeitsverhältnis der Zellen voneinander wird, um so mehr macht sich die Notwendigkeit geltend, auch entfernter gelegene Zellen, Gewebe, Organe des Zellenstaates miteinander in Beziehung zu setzen, damit ein einheitliches Zusammenwirken entstehen kann, ein Verhältnis, das sich durch Selektion in immer tiefer gehender Weise entwickeln mufs, je komplizierter der Aufbau des Zellenstaates wird.

Damit ist aber die Tendenz zur Entwicklung einer Zentralisation im Zellenstaate gegeben.

Der erste Schritt in der Richtung zur Zentralisation ist eigentlich schon durch die Arbeitsteilung getan, indem gewisse Zellgruppen oder Organe eine bestimmte Funktion für den gesamten Zellenstaat übernehmen. So wird die betreffende Funktion für den ganzen Körper an einer Stelle zentralisiert, und es entstehen so viel Zentren, als sich Organe für bestimmte Funktionen differenzieren. Diesen ersten Schritt im Sinne einer Zentralisation der Verwaltung finden wir bereits im Zellenstaate der Pflanze. Hier schon ist die Funktion der Stärkesynthese, von der die Ernährung der ganzen Pflanze abhängt, in den grünen Blattzellen zentralisiert. Hier sehen wir ferner die Funktion der Wasseraufnahme, ohne die kein Leben auf die Dauer existieren kann, in den Wurzeln allein lokalisiert, und so fort. Im tierischen Zellenstaate sind ganz entsprechende Lokalisationen vorhanden. So ist die Versorgung der einzelnen Gewebezellen mit Nahrung und Sauerstoff bei den höheren Tieren zentralisiert in der Tätigkeit des Herzens, welches das ernährende und sauerstoffreiche Blut zu allen Zellen der verschiedenen Gewebe und Organe hintreibt.

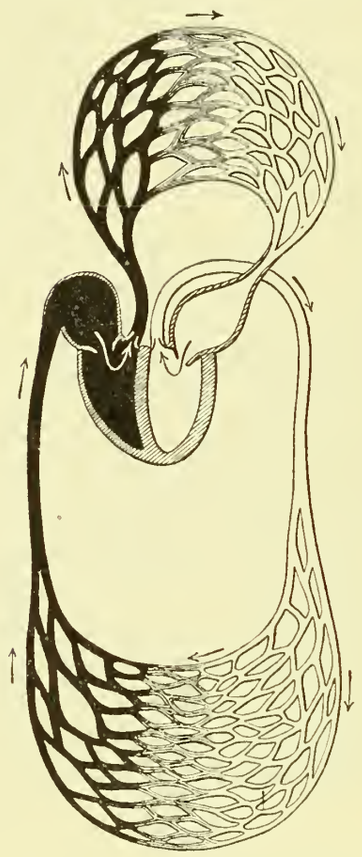
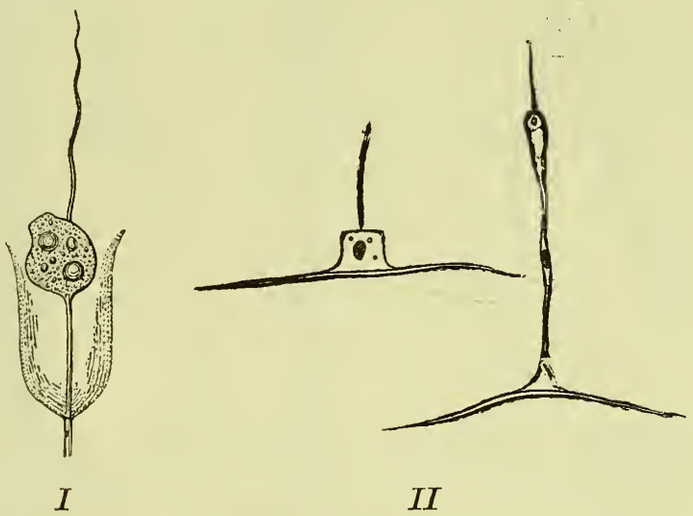


Fig. 291. Schema des Blutkreislaufs beim Menschen. Zentralisation der Ernährung aller Zellen im Blutstrom. Die schwarze Hälfte ist das venöse, die helle das arterielle Gefäfssystem. Beide sind durch das Kapillarnetz der Lungen (oben) und der Gewebe (unten) miteinander verbunden. In den Kapillaren umspült der Blutstrom alle Gewebe, deren Zellen aus ihm ihre Nahrung nehmen und an ihn ihre unbrauchbaren Stoffe abgeben. Aus Ranke.

Im tierischen Zellenstaate ist aber auch der zweite wichtige Schritt zur Zentralisation getan, das ist die Verbindung aller einzelnen Funktionszentra oder Organe untereinander durch Entstehung eines Zentralnervensystems mit allen seinen Leitungsbahnen. Dieses Prinzip ist es, welches in seiner weiteren und weiteren Ausbildung in der Tierreihe schliefslich zu jener weitgehenden Zentralisation führt, wie wir sie im komplizierten Zellenstaate der Wirbeltiere und besonders des Menschen entwickelt finden. Im Zentralnervensystem haben wir ein Zentralorgan, das allein die Funktion hat, bestimmte Zellen, Gewebe, Organe untereinander so zu verbinden, dafs ein zweckmäfsiges Zusammenwirken derselben möglich wird, und je weiter wir in der Tierreihe aufwärts steigen, um so mehr finden wir die Tendenz des Zentralnervensystems, im Sinne einer einheitlichen Verwaltung seine Herrschaft auf alle Zellen und Zellenkomplexe des Tierkörpers zu erstrecken.

Um uns das Prinzip, das der Mechanik des Zentralnervensystems zu Grunde liegt, zu veranschaulichen, ist es am zweckmäfsigsten, die einfachste Form seiner Funktion ins Auge zu fassen: den Mechanismus des Reflexes.

Das Wesen des Reflexes besteht darin, daſs ein Reize perzipierendes und ein auf Reize reagierendes Element durch ein zentrales Verbindungsstück so untereinander in Beziehung gesetzt werden, daſs jeder auf das reizperzipierende Element einwirkende Reiz zum Zentrum und von hier als Impuls für eine Reizreaktion zum reagierenden Element geleitet wird. Ein solcher Mechanismus, in dem jeder am sensiblen Ende eintretende Reiz mit maschinenartiger Sicherheit eine Reaktion am anderen Ende hervorruft, ist ein „Reflexbogen“. Die primitivste Form eines Reflexbogens haben wir bereits bei einzelligen Organismen, deren Zellkörper einerseits sensible, anderseits motorische Elemente besitzt und selbst als zentrales Verbindungsstück für beide fungiert. So stellt z. B. ein einzelnes Individuum von Poteriodendron einen solchen Reflexbogen einfachster Art vor (Fig. 292 *I*). Der auf einem Myoïdfaden am Boden eines zierlichen Hüllkelches befestigte Zellkörper besitzt eine Geiſsel, die auſserordentlich sensibel ist. Der geringste Reiz, welcher auf die Geiſsel einwirkt, wird zentripetal zum Zellkörper und von hier aus zentrifugal zum Myoïdfaden geleitet, so daſs der Einwirkung des Reizes auf die Geiſsel die Kontraktion des Myoïdfadens blitzschnell auf dem Fuſse folgt. Ganz analog verhält sich z. B. Vorticella, nur daſs hier die sensiblen Elemente in Gestalt der Wimpern des Peristomwimpergürtels in der Mehrzahl vorhanden sind. Dieselben Verhältnisse haben wir ferner bei den sogenannten Neuromuskelzellen der Coelenteraten (Fig. 292 *II*). Hier besitzt ebenfalls eine Zelle auf der einen Seite ein sensibles Element und auf der andern eine kontraktile Faser, die sich kontrahiert, sobald das sensible Endorganoïd gereizt wird. Was aber in allen diesen Fällen an einer einzigen Zelle differenziert ist, das ist im Nervensystem der Tiere auf mehrere Zellen verteilt. Hier haben wir im einfachsten Falle drei verschiedene Zellen. Eine Zelle, die Sinneszelle, nimmt den Reiz auf; von dieser geht eine zentripetalleitende Nervenbahn nach einer zentralen Zelle, der Ganglienzelle, und von hier eine zentrifugalleitende Nervenbahn zu einer Zelle, welche die Reaktion ausführt, der motorischen Endzelle (Fig. 293 *A*). Allein diese Form des Reflexbogens ist vielleicht nur bei wirbellosen Tieren realisiert. Bei den Wirbeltieren ist, soweit wir die Verhältnisse bis jetzt kennen, mindestens noch eine Zelle in den Reflexbogen eingeschaltet, indem nämlich statt einer zentralen Ganglienzelle



I *II*

Fig. 292. Primitiver Reflexbogen an der einzelnen Zelle. *I* Poteriodendron, eine Flagellatenzelle in einer kelchförmigen Hülle auf einem Myoïdfaden befestigt. *II* Neuromuskelzellen von einer Actinie. *II* Nach Hertwig.

wenigstens zwei vorhanden sind, von denen die eine den Reiz von der Sinneszelle empfängt und zu der anderen leitet, während die andere ihrerseits den Impuls auf die motorische Endzelle überträgt (Fig. 293 *B*). Ebenso wie motorisch kann die Endzelle der zentrifugalen Bahn im gegebenen Falle aber auch sekretorisch oder lichtproduzierend oder auch elektrizitätsentwickelnd sein. So werden auf reflektorischem Wege durch die Ganglienzellen des Zentralnervensystems ganz verschiedene und weit auseinander liegende Teile des Zellenstaates mit einander in Verbindung gesetzt und durch Impulse vom Zentralnervensystem her zur Tätigkeit veranlafst.

Die weiteren Momente, welche beim Mechanismus des Zentralnervensystems in Betracht kommen, sind, wenn wir vom Schema des Reflexbogens ausgehen, sehr einfach. Sie bestehen lediglich darin, dafs einerseits zwischen sensibles und motorisches Endorgan noch mehr als zwei Ganglienzellen verschiedener Funktion eingefügt sind, und dafs anderseits gewisse Ganglienzellen nicht blofs von einer einzigen Seite, von einer einzigen anderen Ganglienzelle her innerviert

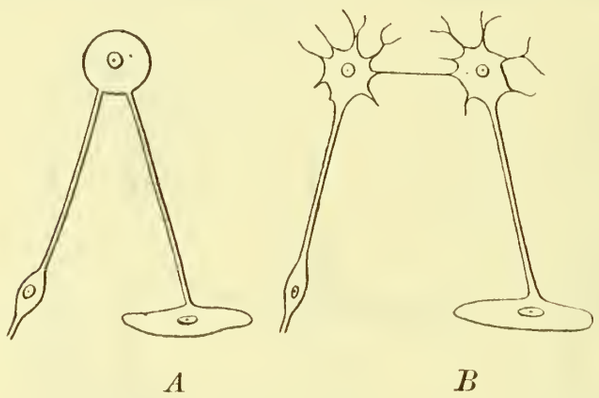


Fig. 293. Reflexbogenschemata. *A* Einfachstes Schema eines Reflexbogens. Links unten Sinneszelle, in der Mitte oben zentrale Ganglienzelle, rechts unten Muskelzelle. *B* Schema eines Reflexbogens der Wirbeltiere. Links unten Sinneszelle, links oben sensorische Ganglienzelle, rechts oben motorische Ganglienzelle, rechts unten Muskelzelle. Nach Gegenbaur.

werden, sondern von mehreren, unter Umständen von zahlreichen anderen Zellen. So treten die Ganglienzellen und weiter die einzelnen Ganglienzellensysteme, welche nichts anderes als die Zentren ganz bestimmter Lebensprozesse und damit die Herde bestimmter Impulse sind, vermittelst ihrer Nervenfasern in überaus komplizierte und verwickelte Verbindungen untereinander, so dafs ein scheinbar unentwirrbares Netzwerk von Ganglienzellen und verbindenden Nervenfasern entsteht, das aber in Wirklichkeit nur ein ganz bestimmtes und einheitliches Zusammenwirken der verschiedenen Teile des Organismus herstellt, die es untereinander verbindet. Indem vom Zentralnervensystem her, dessen Zellen bei den Wirbeltieren hauptsächlich das Gehirn und Rückenmark, sowie das sympathische Nervensystem bilden, die verschiedensten Zellen, Gewebe, Organe des Zellenstaates in zweckmäfsiger Weise innerviert werden, entsteht ein zentrales Verwaltungssystem des ganzen Zellenstaates, das vom Gehirn und Rückenmark her durch seine langen Leitungsbahnen selbst die entferntesten Teile des Zellenstaates einer einheitlichen Herrschaft unterwirft (Fig. 294). Man hat daher das Nervensystem sehr anschaulich mit einem Telegraphennetz verglichen, dessen Drähte die entferntesten Regionen eines Landes mit einer zentralen Verwaltungsstelle in Verbindung setzen. In der Tat ist der Vergleich des Zentralnervensystems mit einer grofsen Telegraphenstation und der Nervenfasern mit den Telegraphendrähten in Bezug auf das beiden zu Grunde

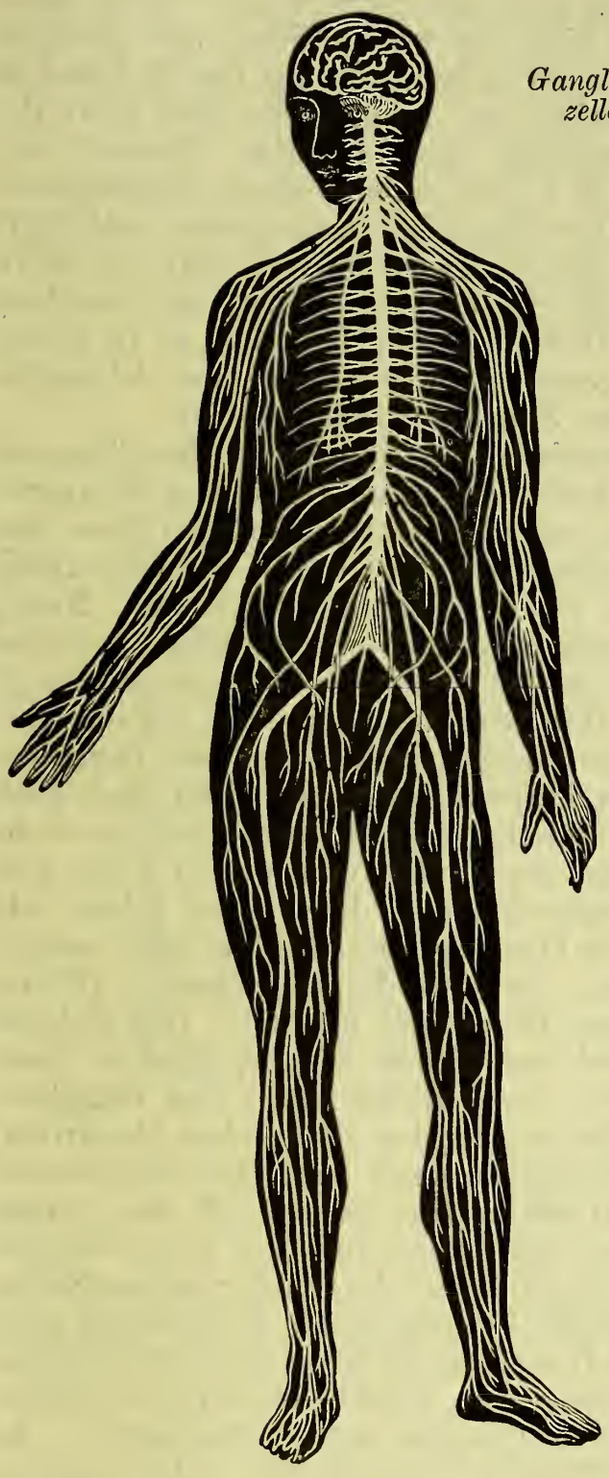


Fig. 294. Nervensystem des Menschen. Vom Gehirn und Rückenmark aus verlaufen die Nervenstränge, welche zentripetale und zentrifugale Leitungsbahnen enthalten, nach allen Körperteilen und verbinden sie so durch das Zentralnervensystem zu einem einheitlichen Ganzen. Nach Ranke.

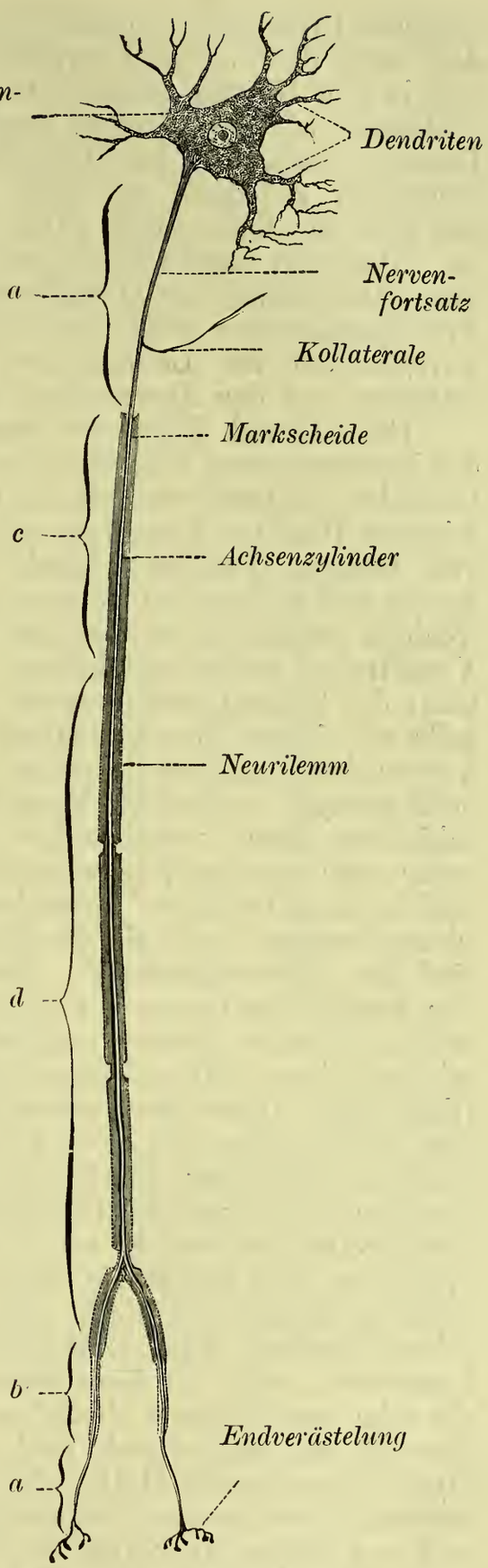


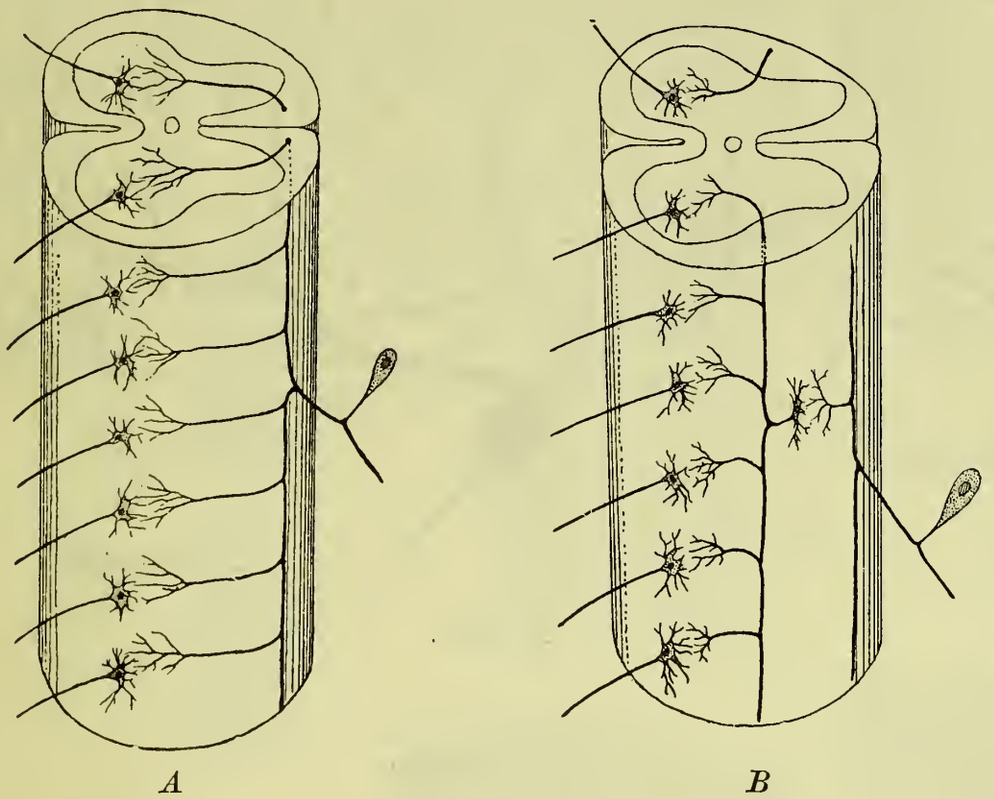
Fig. 295.

Fig. 295. Schema eines Neuron. *a* Freier Achsenzylinder; *b* Achsenzylinder, nur vom Neurilemm umgeben; *c* Achsenzylinder, nur vom Nervenmark umgeben; *d* Achsenzylinder, vom Nervenmark und Neurilemm umgeben und durch Ranviersche Schnürringe in Segmente geteilt. Aus Stöhr.

liegende Prinzip der Zentralisation ein sehr glücklicher. Allein man darf denn doch solche Vergleiche nicht zu weit treiben und schliefslich in den Nerven wirklich nur noch Leitungsdrähte für Elektrizität erblicken, wie das mitunter geschehen ist. Die Nerven sind in Wirklichkeit Ausläufer der Ganglienzellen und bestehen ebenso aus lebendiger Substanz wie diese, d. h. sie haben einen Stoffwechsel, mit dem ihr Leben und daher ihre Funktion untrennbar verknüpft ist. Das geht ohne weiteres aus der Tatsache hervor, dafs der Nerv nach Abtrennung der Ganglienzelle, zu der er gehört, als kernlose Protoplasmamasse unfehlbar zu Grunde geht, und dafs er in seiner Erregbarkeit wie Leitfähigkeit genau so wie alle andere lebendige Substanz von der Anwesenheit von Sauerstoff abhängig ist.

Die Art und Weise, wie anatomisch und funktionell die Elemente des Nervensystems untereinander verbunden sind, verdient noch unsere besondere Aufmerksamkeit, da die neueren Untersuchungen über den feineren Bau des Zentralnervensystems, welche durch die namentlich von Golgi, Weigert, Ramón y Cajal, Ehrlich, Apáthy, Nissl, Bethe und anderen so aufserordentlich hochentwickelte mikroskopische Technik ermöglicht worden sind, hier ganz eigentümliche, gesetzmäfsige Verhältnisse aufgedeckt haben. Wie wir bereits wissen, ist das Element des Zentralnervensystems die Ganglienzelle, aber die Ganglienzelle mit ihren charakteristischen Differenzierungen. Von dem Zellkörper der Ganglienzelle gehen nämlich, je nach ihrer Funktion mehr oder weniger zahlreiche Fortsätze aus, unter denen sich zwei verschiedene Arten voneinander unterscheiden. Die einen bilden ein mehr oder weniger reichverästeltes Gezweig und werden daher zweckmäfsig als „Dendriten“ bezeichnet. Es sind die sogenannten „Protoplasmafortsätze“, wie sie die älteren Histologen nannten. Die anderen sind die „Nervenfortsätze“. Soviel wir bisher wissen, gibt es nach der Anzahl der letzteren nur zwei verschiedene Arten von Ganglienzellen, unipolare (früher multipolare wegen der zahlreichen Dendriten) mit nur einem Nervenfortsatz und bipolare mit zwei Nervenfortsätzen (Fig. 296). Diese Nervenfortsätze sind nichts anderes als der Anfang der Nervenfasern, die nicht selten eine Länge von 1 m und mehr erreichen. Der Nerv nämlich ist es, welcher die entferntesten Zellen des Tierkörpers mit der Ganglienzelle in reizleitende Verbindung setzt und die Impulse, welche von dem Ganglienzellkörper oder den Sinnesapparaten der Peripherie ausgehen, den betreffenden Gewebezellen oder im gegebenen Falle anderen Ganglienzellen übermittelt. In seinem Verlauf vom Ganglienzellkörper bis zu der Zelle, die er innerviert, zeigt der Nervenfortsatz an verschiedenen Punkten aber ein sehr verschiedenes Verhalten. Er sendet hier und dort kollaterale Äste ab und umgibt sich bald nach seinem Ursprung mit einer aus Myelin bestehenden Hülle, dem „Nervenmark“, die durch die sogenannten Ranvierschen Schnürringe in einzelne Segmente geteilt ist und erst wieder kurz vor der Zelle verschwindet, die der Nerv versorgt. Das Nervenmark selbst, in dem die Nervenfaser als „Achsenzylinder“ verläuft, ist meist von einer membranartigen Scheide, dem „Neurilemm“, umgeben. Das Ende des Nerven zeigt je nach der Art der Zelle, welche er innerviert, sehr charakteristische Differenzierungen. Ein solches einheitliches Zellganzes, d. h. eine Ganglienzelle mit allen ihren Anhängen, stellt den Elementarbestandteil des Nervensystems vor und kann zweckmäfsigerweise mit Waldeyer als „Neuron“ be-

zeichnet werden (Fig. 295). Die Verbindung der zahllosen Neurone untereinander bildet das Nervensystem der Tiere. Nach den neueren Untersuchungen von Golgi, Ramón y Cajal, van Gehuchten, Kölliker, His und anderen scheint die Verbindung der Neurone untereinander überall derartig zu sein, dafs die Dendriten der Ganglienzelle die Reizimpulse aufnehmen, während der Nervenfortsatz die Impulse von einer Ganglienzelle her auf die Dentriden einer anderen überträgt (Fig. 296). Nur die bipolaren Ganglienzellen, welche in den zu beiden Seiten des Rückenmarks gelegenen Spinalganglien enthalten sind, besitzen in dem einen Nervenfortsatz eine Bahn, welche von der



A *B*

Fig. 296. Verbindungen der sensiblen und motorischen Bahn im Rückenmark (Schema). *A* Einfachster Reflexbogen: rechts die birnförmige, bipolare Spinalganglienzelle, deren zentripetaler Achsenzylinder sich im Rückenmark in seinen Kollateralen mit ihren Endverzweigungen auflöst. Die letzteren treten hier direkt an die Dendriten der motorischen Neurone der Vorderhörner des Rückenmarks und verbinden sich mit ihnen per contiguitatem. *B* Komplizierterer Reflexbogen: zwischen die Endausbreitungen des Spinalganglienneurons und die motorischen Neurone der Vorderhörner des Rückenmarks ist noch ein Schaltneuron eingeschoben, dessen Achsenzylinder sich ebenfalls in zahlreiche Kollateralen mit ihren Endverzweigungen auflöst und seinerseits erst durch die letzteren mit den motorischen Neuronen der Vorderhörner in Kontakt tritt.

Peripherie her in Form von äufseren Reizen Impulse aufnimmt und auf den Ganglienzellkörper überträgt, von wo der Impuls dann durch den anderen Nervenfortsatz und seine Kollateralen mit ihren Endverzweigungen zu anderen Neuronen fortgepflanzt wird. Die Dendriten, die in manchen Fällen, wie z. B. in den Purkinjeschen Ganglienzellen der grauen Hirnrinde, eine ganz erstaunlich reiche Entwicklung zeigen (Fig. 297, 298), sind also in Bezug auf den zugehörigen Ganglienzellkörper immer zentripetal leitend, während die Nervenfortsätze bei den unipolaren Ganglienzellen immer zentrifugal leitend sind. In Bezug auf die Frage nach der Verbindungsweise der Neurone unter-

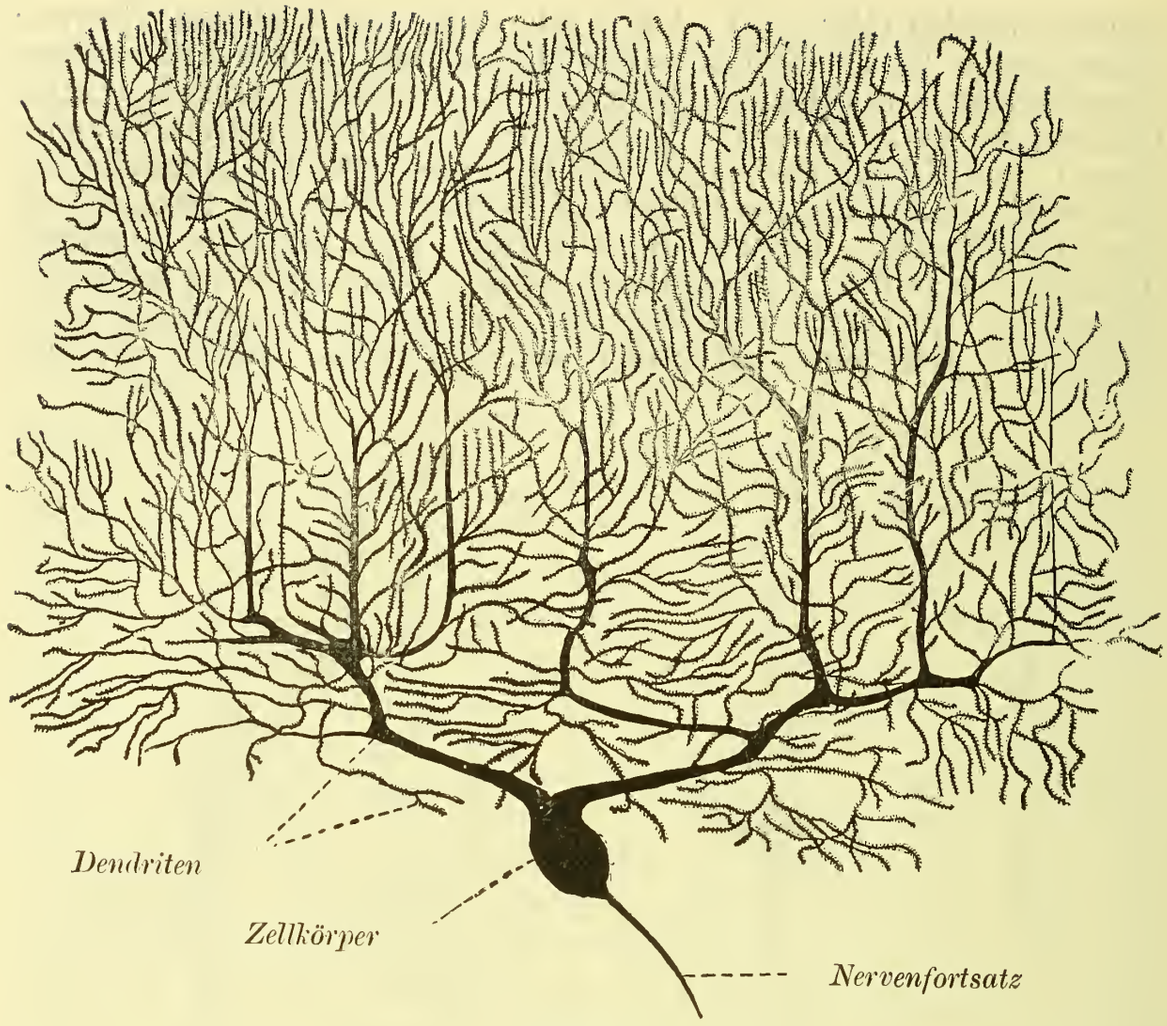


Fig. 297.

Fig. 297. Purkinjesche Ganglienzelle aus der grauen Rindenschicht des Gehirns. Aus Stöhr.

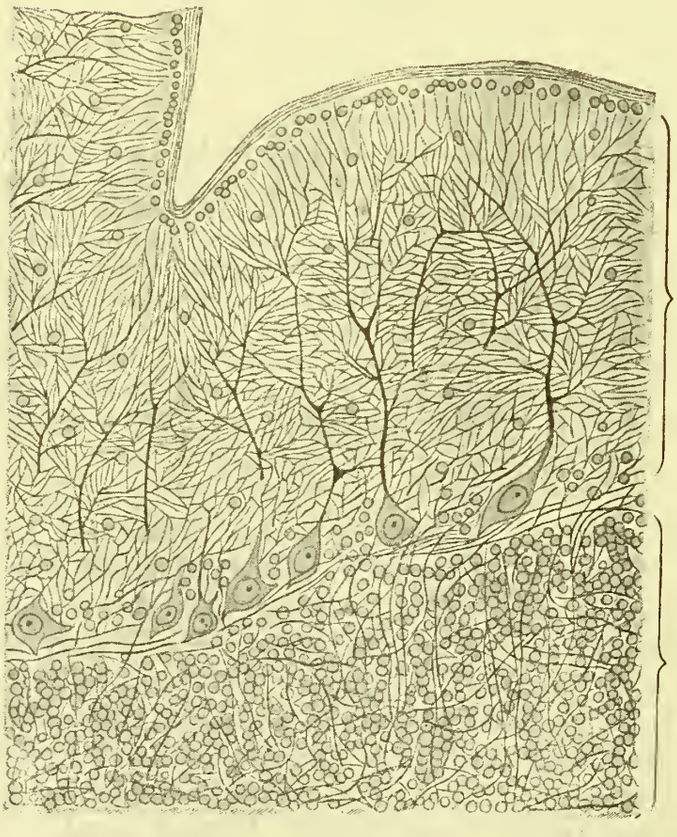
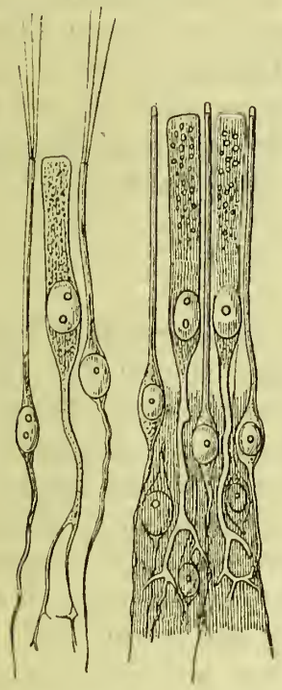


Fig. 298.

Fig. 298. Schnitt durch die Kleinhirnrinde eines Kalbes. Die grofsen verästelten Zellen sind Purkinjesche Ganglienzellen. Nach Schiefferdecker.

einander sind die Ansichten der Histologen noch geteilt. Während die einen sich durch die Golgische Imprägnationsmethode überzeugt zu haben glauben, dafs die Nervenendausbreitungen der einen Neurone mit den Dendriten resp. dem Ganglienzellkörper der anderen Neurone nur durch innigen Kontakt zusammenhängen, finden die anderen, dafs eine volle Kontinuität besteht, die durch den Übergang feinster fibrillären Differenzierungen durch ganze Ketten von Neuronen hindurch vermittelt wird. Wie dem auch sein mag, jedenfalls mufs eine Einrichtung vorhanden sein, welche die Kontinuität der physiologischen Erregungsleitung gestattet[1]).

Die Art schliefslich, wie die Nervenfasern in die Endzellen übergehen, welche sie innervieren, oder aus denen sie entspringen, ist eine sehr mannigfaltige. Die von der Peripherie des Körpers her zentripetal leitenden (sensiblen) Nerven sowohl wie die zentrifugal



A *B*

Fig. 299.

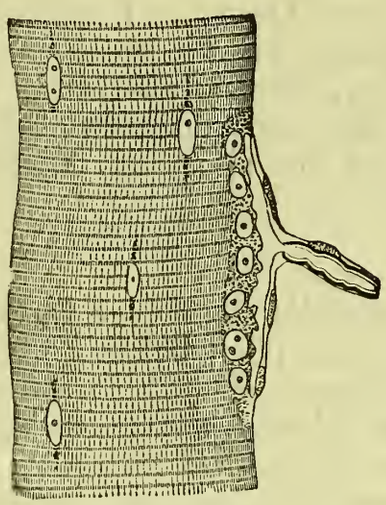


Fig. 300.

Fig. 299. Nervenendigungen (Riechzellen). *A* vom Frosch, *B* vom Menschen. Die schmalen, spindelförmigen Zellen sind die Riechzellen, an die der Nerv tritt, die breiten, unten verzweigten sind epitheliale Stützzellen. Nach Frey.

Fig. 300. Motorische Nervenplatte im quergestreiften Muskel von der Seite gesehen. Aus Lang.

nach der Peripherie hin leitenden (motorischen, sekretorischen, elektrischen etc.) Nerven sind je nach dem Organ, in dem sie endigen, verschieden. Unter den zentripetal leitenden, d. h. sensiblen Nerven, gibt es welche, die, ohne mit einer Sinneszelle in Verbindung zu stehen, in Form eines Endkölbchens frei in der Haut endigen. Die anderen entspringen direkt von einer Sinneszelle, die speziell für die Aufnahme des Reizes entwickelt ist, wie z. B. die Stäbchen- und Zapfenzellen des Auges, die Härchenzellen des Ohres, die Riechzellen der Nase (Fig. 299) etc. Unter den zentrifugal leitenden Nervenendigungen sind die der motorischen Nerven in den quergestreiften Muskeln am meisten charakteristisch. Hier wird der Übergang der

[1]) Über alle diese Verhältnisse, sowie über den heutigen Stand der Neuronlehre überhaupt, gibt eine ausführliche Übersicht Max Verworn: „Das Neuron in Anatomie und Physiologie.“ Vortrag, gehalten in der gemeinschaftlichen Sitzung der medizinischen Hauptgruppe der 72. Vers. Deutscher Naturforscher und Ärzte zu Aachen 1900. In erweiterter Form herausgegeben bei Gustav Fischer. Jena 1900.

Nervenfaser in die Muskelsubstanz durch ein besonders differenziertes Nervenendorgan, die „motorische Nervenendplatte", vermittelt, eine platten- oder geweihförmige Ausbreitung des Achenzylinders im Sarkoplasma. Das letztere, das an dieser Stelle sehr körnig und durch viele Zellkerne charakterisiert ist, wird vom Sarkolemm der Muskelfaser bedeckt, welches hier direkt in das Neurilemm des Nerven übergeht (Fig. 300). Viel weniger kompliziert scheint die Endigungsweise der zentrifugalen Nerven in anderen Organen, wie glatten Muskelzellen, Drüsenzellen, Leuchtzellen etc., zu sein, aber diese Verhältnisse bedürfen zum Teil noch genauerer Untersuchung.

Durch die zentrale Verwaltung aller Funktionen des ganzen Organismus im Nervensystem allein ist es möglich, dafs der Zellenstaat des Tierkörpers sich in so weitgehender Weise diffenzieren konnte. Nur wenn im geeigneten Augenblick dieses oder jenes Organ in Tätigkeit tritt oder in Ruhe bleibt, nur wenn in zweckmäfsiger Weise dieses oder jenes Organ auf eine Einwirkung an dieser oder jener Körperstelle reagiert, nur wenn in feinster Harmonie diese und jene Zellen, Gewebe, Organe zusammenwirken, kann sich ein so überaus komplizierter Mechanismus entwickeln, wie wir ihn im Zellenstaat der Wirbeltiere und vor allem des Menschen vor uns haben.

* * *

Hier mündet die allgemeine Physiologie in die spezielle Physiologie des tierischen und pflanzlichen Zellenstaates und seiner verschiedenen Entwicklungsformen ein. Es ist die Aufgabe der speziellen Physiologie, die besonderen Mechanismen, welche sich aus dem Zusammenleben der Zellen im Zellenstaat ergeben, im einzelnen zu untersuchen und ihr Zusammenwirken zu erforschen. Das Gebiet der allgemeinen Physiologie ist hier zu Ende, denn die allgemeine Physiologie reicht nur so weit, als es sich um den Mechanismus derjenigen Lebenserscheinungen handelt, die allen Organismen gemeinsam sind. Objekt der allgemeinen Physiologie bleiben daher die elementaren Lebenserscheinungen der Zelle; denn die Zelle ist dasjenige Element, welches aller lebendigen Substanz zu Grunde liegt. Es gibt keine lebendige Substanz, die nicht zu Zellen angeordnet wäre, und es gibt keine Funktion der lebendigen Substanz, die nicht in einer elementaren Lebenserscheinung der Zelle ihren Ursprung hätte. Wenn daher die Physiologie in der Erklärung der Lebenserscheinungen ihre Aufgabe sieht, so kann die **allgemeine** Physiologie nur eine Zellularphysiologie sein.

Sachverzeichnis.

Seite

A.

Abstammung der Organismen . 129
Acanthocystis: Myopodien von. 268
Achromatische Kernsubstanz. 97
— bei der Kernteilung 209
Achseneinstellung: Mechanismus der 532
Acidalbumine 113
Actinien: Verhalten bei hohem Druck 316
Actinosphaerium Eichhornii: Anpassung an Reize . . . 382
— elektrische Reizung von . . 451
— chemische Reizung von . . 393
— Ermüdung bei 493
— Gesetz der polaren Erregung 444
— mechanische Reizung von . 408
— mechanischer Tetanus von. 412
— Pseudopodienstrahlen von 105, 610
— Sekretion bei Reizung. . . 405
— Überreizung von 505
— Unfähigkeit Fett zu spalten 166
Adaptation: chromatische, der Oscillarien 201
Adenin. 115, 118, 189
Aethalium septicum: Chemotaxis von 459
— Hydrotaxis von 459
— Phototaxis von 480
— Rheotaxis von 475
— als Syncytium 80
— Thermotaxis von 483
Agaricus: Kohlensäureentwicklung beim Leuchten. . . . 272
— Lichtproduktion von . . . 270
Aktionsstrom 455
Albumine 114
Albuminoide 116
Albumosen als Produkte der Eiweifsverdauung 163
Alchemie: mittelalterliche . . . 60
Alcyonarien: Leuchten der. . . 270
Aldohexosen. 119
Aleuronkörner: in Zellen von Pflanzensamen 89

Seite

Alkalialbuminate 113
Alkoholgärung 120
Amblystoma: polare Erregung der Hautdrüsenzellen . . . 446
Ameisenhaufen: als Individuum 63
Amoeba: Abgabe von Stoffen bei 181
— Anabiose der 139
— Bewegung der 251
— Bewegung kernloser Teilstücke 547
— chemische Reizung von . . 392
— Einfluſs der Temperatur auf die Bewegungen von . 418, 504
— Einfrieren der 308, 310
— elektrische Reizung von. . 451
— Erstickung der 303
— Exkretion geformter Stoffe bei 184
— Formveränderlichkeit . . . 81
— Fortpflanzung der. 129
— Galvanotaxis von 488
— Grundsubstanz, homogene des Protoplasmas der . . . 90
— Kältestarre von 421, 503
— Lähmung bei Sauerstoffmangel 612
— limax: Überführung in A. radiosa 200
— Mechanik der Bewegung . 611
— Mechanismus der Achseneinstellung bei. 532
— Mechanismus der Stoffaufnahme und Stoffabgabe . . 563
— mechanische Reizung von . 408
— mechanischer Tetanus von 412
— Narkose von 400
— Nahrungsaufnahme der . . 155
— Nahrungsvakuolen 155
— Nekrobiose der 353
— als Organismus ohne Entwicklung 131, 221
— als Organismus ohne Organe 128
— polare Erregung von . . . 447
— Sandkörner in 90
— Thermotaxis von 483

Seite

Amoeba: Unfähigkeit Fett zu spalten 166
— Vakuolen bei 101
— Vererbung bei 592
— Verhalten beim Erwärmen. 312
— Wärmestarre von 422
— Zellteilung bei **A. polypodia** 207
Amphipyrenin. 97
Amphistegina: elektrische Reizung von 451
— Narkose von 403
— polare Erregung von . . . 446
Amyloidmetamorphose: Erscheinungen der 358
— experimentelle 359
Amyloidsubstanz 116
— chemische Natur der 358
Anabiose 139
Anaërobien: Atmung der . . . 305
Anästhetika: als Todesursachen 361
— Begriff der 397
Anatomie: vergleichende, als Stütze der Physiologie . . 22
— als Stütze der Deszendenzlehre 337
ANAXIMANDER: Gedanke der Abstammungslehre bei . . 8
Animismus: STAHLS 16
Anion 281
Anisotrope Substanz: der quergestreiften Muskelfaser . . 259
— bei der Histolyse des Muskels 346
Anodonta: Flimmerzellen von . 264
Anophrys: Chemotaxis von. . . 466
Anpassung: an Reize 382
— Begriff der 197
— individuelle 199
— phyletische 201
Apoplexien 359
Apposition: Wachstum durch 131, 183
Araber als Kulturträger im Mittelalter 12
Arbeiterinnen im Ameisen- und Bienenstaat 129
Arbeitsteilung der Zellen im Zellenstaat 624
Arcella: Gasblasen im Protoplasma bei 104, 245
Archaeopteryx: macrurus . . . 337
Archeus in der Lehre VAN HELMONTS. 14
ARETAEUS 10
ARGENTIERI 13
ARISTOTELES 9
Aroideen: Temperatur im Blütenkolben 274
Artemia salina: Anpassung an Süfswasser 199
Artemia Milhausenii 199
Arterienwände: Verkalkung der 359
Ascaris megalocephala: Zentrosom in den Samenzellen von. 76

Seite

Ascaris megalocephala: Zellkerne von Samenmutterzellen 97
Asparaginsäure 118
Assimilation: Begriff der. . 161, 519
— der Stärke in der Pflanzenzelle 172
Astronomische Kenntnis . . . 33
Atavismus: Erscheinungen des . 194
ATHENAEUS 10
Atmosphäre: Zusammensetzung der 300
Atmung: Begriff der 153
— bei kernlosen Teilstücken der Zelle 556
— Kohlensäurebildung bei der 188
— Prozefs der . .29, 153, 188, 300
Atom: Wesen des 33, 43
Atrophie: Begriff der . . . 344, 523
— durch Inaktivität 347
— senile. 346, 363
Auferstehungspflanzen 239
Auslese: natürliche. 202
— künstliche 203
Auslösung: Begriff der. 380
Aussalzen der Globuline 114
Aufsenwelt: Realität der. . . . 40
— Beziehung zur Innenwelt . 49
AVICENNA 12
Axialstrom des Nerven 284

B.

Bacillus authracis: Verhalten der Sporen bei hoher Temperatur 313
Bacillus butyricus: Buttersäuregärung durch 121
— Sporenbildung von 299
Bacillus subtilis: Verhalten der Sporen bei hoher Temperatur 313
BACON 13
— Philosophie 14
Bacterium chlorinum: Phototaxis von 480
Bacterium lacticum: Milchsäuregärung durch 120
Bacterium lineola: gefärbt . . 73
Bacterium phosphorescens 270, 309
Bacterium photometricum: Wirkung des Lichtes auf . . . 428
— Phototaxis von 480
Bacterium termo: Vermehrung von 392
Bakterien: als kernhaltige Zellen 72
— Anabiose der 139
— thermophile 312
— Chemotaxis der 462
— Lähmung des Wachstums durch Erschütterungen . . 415
— Einflufs niedrigster Temperaturen auf 421
— Rheotaxis der 476

Seite
Bärentierchen: Anabiose der. . 138
Barotaxis: positive und negative 470
BARTHEZ 18
Basalkörperchen der Flimmerhaare 264
Bätylien 7
Befruchtung: Vorgang der . . . 214
BELL: Charles 20
BERKELEY 41
Beroë ovata: Flimmerbewegung bei 266
— Schwimm- oder Flimmerplättchen bei 266, 621
Bewegung: als Charakter der Organismen 132
Bewufstsein: Wesen dès 33
Bienen: Temperatur im Stock . 274
Bildungstrieb (Nisus formativus) 19
Bindesubstanzen als Sekrete . 188
Bioblasten: ALTMANNS 68
Biogen: Begriff des 514
— Energiewechsel des 600
Biogenhypothese 515, 518
Biogenrest 519
Biomyxa vagans 82
Biotonus: Begriff des 522
Blindgeborene: Weltbild der. . 39
Blutkörperchen: rote 71
Blutzirkulation: Gesetze der. . 29
— Schema der 628
BOERHAVE 16
BORDEU 18
BORELLI 15
Botrydium: Phototaxis von. . . 480
Branchipus stagnanis: Anpassung an Seewasser 199
Brand: trockner 348
— feuchter 349
Brandblase: Kolliquation in der 349
Brillenschlange: ägyptische . . 529
BROWN: John 18
BROWN: Entdeckung des Zellkerns 27, 71
BROWNsche Molekularbewegung 236
— der Kalkkriställchen . . . 5
Buttersäuregärung 121

C.

Camera obscura: das Auge als 30
Carchesium: als Zellenstaat . . 619
— mechanische Reizung von . 411
— Verdauung bei 163
Carica papaya: Enzyme bei . . 186
Caulerpa: Blattform der Zelle . 85
— als vielkernige Zelle . . . 78
Cellulose 121
Cenogenie: Begriff der 224
Cephalopoden: diskoidale Eifurchung bei 212
CESALPINO 13
Chara: Elektrizitätsproduktion der Zellen von 278
CHAUSSIER 18
Chemotaxis: positive und negative 459
Seite
Chemotaxis an leblosen Objekten 613
Chilomonas: Phototaxis von . . 480
Chitin: Panzer der Insekten . . 188
— Sekretion bei der Eistrahlenbildung von Insekten . . . 551
Chitridium: Phototaxis der Schwärmer von 480
Chloroformtropfen: Stoffaufnahme und Abgabe durch . 563
Chlorophyll: Bildung in der Pflanze 150
— Kohlensäurespaltung durch 233, 425
Chlorophyllkörper: als Protoplasmaeinlagerungen . . . 87
Cholerabakterien 306, 309
Cholestearine 118
Chondrioderma difforme: als Syncytium 80
Chromatische Kernsubstanz . 97
— bei der Kernteilung 209
Chymosin: Kaseïngerinnung durch 186
Clepsidrina blattarum: Granula im Protoplasma 86
Closterium: Molekularbewegung bei 237
— Phototaxis von 481
— Sekretionsbewegung von . 247
Coccidium: Entwicklungsgeschichte von 222
Colloidmetamorphose 360
COLOMBO 13
Colpoda: Entwicklung von . . . 221
— Verhalten bei hohem Druck 315
Colpidium colpoda: im Hungerzustande 293
Colpodella: Nahrungsauswahl bei 159
COPERNICUS 13
Cyan im lebendigen Eiweifs 327, 516
— Verbindungen, Entstehung in der Glühhitze 328
Cyphoderia: Thigmotaxis von . 471
Cysten der Protisten 299
Cytoden: als kernlose Zellen . . 74

D.

Dampfmaschinen: Vergleich mit Organismen 128, 132
Darmepithelzellen: Fettresorption durch 30, 156
— Nahrungsauswahl bei . . . 564
Darmsaite: Kontraktion durch Quellung 609
DARWIN: als Begründer der Selektionslehre 8, 28, 340
Degeneration der Leukocyten . 347
— hyaline 360
— wachsartige der Muskeln . 348
DELBOE SILVIUS 15
Dendriten der Neurone . . 403, 632
DESCARTES 13, 41
— Sinnesphysiologie des . . . 14

Seite
Desmidiaceen: Phototaxis bei . 481
Deszendenzlehre: Begründung der 28, 336
Diabetes mellitus: Bildung von Traubenzucker bei 179
Dialysator 110, 559
Diastase: Stärkespaltung durch . 165
Diatomeen: Kieselskelette der . 188
— Phototaxis von 480
— Sekretionsbewegungen der. 247
— Wirkung des Lichtes auf . 429
Didymium: Lähmung bei Sauerstoffmangel 612
— Wirkung des Sauerstoffs auf 395
Differenzierung der Zellen im Zellenstaat 624
Differenztheorie HERMANNS. . . 283
Difflugia: Bewegung kernloser Teilstücke der 614
— Gasblasen im Protoplasma bei 104, 245
— Gehäusebau der. . . . 160, 565
— Kerndifferenzierung 98
— Konjugation bei 98, 216
— mechanische Reizung von . 408
— Reizleitung 388
— Schleimsekretion kernloser Teilstücke 548
Ding an sich 37
Disaccharide 120
Dissimilation: Begriff der . 161, 519
— Vorgang der 176
Doppelbrechung des Lichtes: bei kontraktilen Substanzen 105
Drosera: Enzyme bei 186
— Zellkern bei der Sekretion 552
Druck: Abhängigkeit chemischer Prozesse vom 313
— Schwankungen als Reiz . . 405
— Verhalten der Tiere bei hohem 316
Dualismus von Leib und Seele 8, 16, 36
DUMAS 18

E.

Echinus: Bastardierung m. Sphärechinus 542
Eidechse: Verhalten bei Kälte und Wärme. 234
Einfrieren von Tieren . . . 307, 309
Einschachtelungstheorie . . . 17
einschleichen in einen galvanischen Strom 442
Eiröhren der Insekten 206
Eisenbakterien: Stoffwechsel der 297
Eiweifs: lebendiges. 327, 514
Eiweifskörper: Konstitution der 113
— Klassifikation der 117
— denaturierte 113
— Gerinnung der 112
— als Hauptnahrung der Tiere 152, 513
— Kristallisationsfähigkeit der 111
— Molekulargröfse. 110
Seite
Eiweifskörper: native 113
— Polymerie der 112
— Quellbarkeit der 111
— Spaltungsprodukte der. 114, 117
— Unfähigkeit zu diffundieren 110
— Wasserlöslichkeit der . . . 114
— Zusammensetzung der . . . 109
Eiweifsmetamorphose: Stoffe der regressiven 118
Eiweifsproben. 113
Eiweifsverbindungen: als Charakter der Organismen 134, 333, 512
— eisenhaltige im Zellkern. . 125
— im Protoplasma 124
— Stoffwechsel der . 145, 333, 334
Eizelle: amöboïde 81
— chemotaktische Wirksamkeit der 465
— Formen der. 215
— kugelige 83
— Reifungsprozefs der 216
— Teilung der. 210
Elastin. 116
Elater: Leuchter bei 270
Elateren: der Sporen der Schachtelhalme 240
ELEATEN 8
Elektrizität: als Todesursache . 361
Elektroden: unpolarisierbare 285, 434, 487
Elektrotonus 442
Element: galvanisches 432
— konstantes 433
Elementarorganismus: die Zelle als 65
Elemente: organische 105
— psychische 40, 42
Embryo: Entwicklung der physiologischen Funktionen beim 28
— Entwicklung der psychischen Funktionen beim 25
Embryologie: als Stütze der Deszendenzlehre 338
EMPEDOKLES: Deszendenz- und Selektionslehre bei 8, 28
Emulsin: Spaltung des β-Methylglykosids durch 170
Emulsion: das Protoplasma als . 103
Energetik: der Organismen. . . 27
Energie: Begriff der 225
— Formen der. 225, 226
— Gesetz von der Erhaltung der. 26, 227
— Gesetz von der spezifischen 21, 49, 507
— Kreislauf in der organischen Welt 595
— lebendige oder kinetische (der Bewegung) 26, 225
— Modifikationen der 26
— potentielle oder „der Lage“ 27, 225
— Umformungen der. 27
— Umsatz bei chemischen Prozessen 229

Seite

Entwicklung: als Charakter der Organismen 130
— Begriff der 131, 342
— des vielzelligen Organismus 222
— der Zelle 581
— ontogenetische 192
— phylogenetische 192
— von Coccidium 222
— von Colpoda cucullus . . . 221
Enzyme: Begriff der 162, 166
— chemische Stellung der 117, 167
— Sekretion der 186
— synthetische 171
— Theorie ihrer Wirkung . . 167
— Vergleich mit Katalysatoren 167
Enzymwirkung bei hohem Druck 315
Epigenesis: Wolffs Lehre von der 17
ERASISTRATUS 9
Erbsen: Temperatur beim Keimen 274
Erforschen: Begriff 3, 5
Ergograph: Mossos 494
Erholung des ausgeschnittenen Muskels 498
Erkennen: Begriff des 35
Erklärungsversuch: erster, der Lebenserscheinungen . . . 9
Ermüdung: Charakteristikum der 493
— Definition der. 502
— Kurve der 494
— Symptome der 499
Ermüdungsstoffe: Begriff der . 500
Ernährung: Begriff der 149
— der Pflanzen 149
— der Pilze 151
— der Tiere 149
Erodium cicutarium: Quellungsbewegungen bei. 239
Erregung: Begriff der 381
— rhythmische, des Muskels . 395
Ersatznahrung: Begriff der . . 604
Erschöpfung: Definition der . . 502
Erstickung des Nerven. 301
— der Nervenzellen 301
— der Amöben und Myxomyceten 303
— Einfluſs der Temperatur auf die 302
— Erscheinungen der. . . . 300 ff.
— von Rhizoplasma Kaiseri . 303
Euastrum: Form von. 83
Eucorallium rubrum: als Individuum. 63
Eudorina elegans: Entwicklung von 222
— als Individuum 65
— als Zellenstaat 619
Euglena: Geiſsel von. 84
— Mechanismus der Achseneinstellung bei. 534
EUKLES: der Läufer von Marathon 492
EUSTACHIO 13
Exkretion: Begriff der 181

Seite

Experimentum mirabile: des Pater Kircher 529
Extrastrom 439

F.

Fadenfigur bei der Zellteilung . 209
Fakire: lebendig begrabene. . . 135
FALLOPPIA 13
Fäulnisbakterien: Vermehrung der 392
Federmyographion Du Bois-Reymonds 386
Fermentum: in der Lehre van Helmonts 14
Fermente: gelöste . 117, 162, 166, 186
— anorganische 168
FERNELIUS 13
Fett: Schicksal bei der Resorption 176
— Bildung aus Eiweiſs . . . 178
— bei Phosphorvergiftung . . 178
Fette: Zusammensetzung der . . 122
Fettinfiltration 354
Fettleibigkeit 354
Fettmetamorphose der Herzmuskelzellen 355
— der Leber bei Phosphorvergiftung 356
— Erscheinungen der 354
— physiologische, der Brustdrüsen 355
Fetttröpfchen der Milch 5
— in den Zellen der Milchdrüsen 89
Fettseifen 123
Fettsäuren. 122
Fibrin: Verdauung des 162
FICHTE 41
Fischembryonen: Galvanotaxis von 486
Fleischfresser: Nahrung der 151, 192
Fliegenmaden: Fettbildung aus Eiweiſs bei 179
— Histolyse bei der Metamorphose der. 346
— Leukocyten bei der Hystolyse 462
Flimmerbewegung 263
— Einfluſs chemischer Reize auf die 394
— Einfluſs der Temperatur auf die 419
— Einfluſs elektrischer Reize. 456
— Metachronie der. 265
— Rhythmizität der 264
Flimmerepithel: elektrische Reizung des 456
— Metachronie der Bewegung im 621
— Wärmestarre des . . . 419, 456
Flimmerepithelzellen: Form . . 84
Flimmerschleimhaut vom Frosch 420
Flimmerzellen: aus dem Nebenhoden. 263
— Schleimmetamorphose von . 358
— von Anodonta. 264

Seite
Flügelmuskeln: Kontraktionsfrequenz bei Insekten . . . 262
Force hypermécanique . . . 18, 48
Formaldehyd bei der Stärkebildung in der Pflanze . . 173
Fortpflanzung: als Charakter der Organismen 129
— als Folge des Wachstums . 570
— der Amöbe 129
— durch Teilung 206
— durch Knospung 206
— geschlechtliche 206
Frosch: Reflextonus des 384
Froschlarven: Galvanotaxis von 486
Fruchtzucker 119
Funktionswechsel bei der Entwicklung elektrischer Organe 287
Furfurolreaktion der Eiweifskörper 114
Furchungszellen: künstliche Verlagerung von 583

G.

GALEN: System des 10
— Bedeutung der Anatomie für die Physiologie 60
Galaktose 119
GALILEI 13
GALVANI: Entdeckung der tierischen Elektrizität 19, 279
Galvanischer Strom: Entstehung des 280
— als allgemeiner Reiz . . 25, 433
Galvanisches Element 281
Galvanotaxis 486
— Interferenz mit Thigmotaxis 491
Ganglienzellen: Verkalkung der 359
— sog. Plastizität der 402
— Narkose der 402
— Ermüdung der 496
Gangrän 349
Gärung: Beeinflussung durch hohen Druck 315
— durch Bacillus butyricus 121, 315
— durch Bacterium lacticum 120, 315
— durch Saccharomyces . . 120, 315
Gärungsröhrchen 121
Gase im Organismus 123
Gasblasen im Protoplasma der Zelle 104
Gaskammer: ENGELMANNsche . . 302
Gehäusebau: der Difflugien . . 160
Geifselzellen 263
Gelatinelösungen: Einfrieren von 310
Geotaxis: positive, negative, transversale 476
Gerinnung der Eiweifskörper . . 112
— von Kieselsäure 112
Geschwülste 392
Gewebe als Individuum 65
Gewebezellen: Nahrungsauswahl der 158
Gewebechemie 54
Gewöhnung an Reize 382
Gifte als Todesursachen 361
GIRTANNER 19
Globuline: Wasserlöslichkeit der 114
— Aussalzen der 114
GLISSON 15, 18
Glycerin 122
Glykogen: Bildung aus Traubenzucker 176
— Entstehung durch Eiweifsumsatz 513
— Synthese bei reiner Eiweifsnahrung 179
— Verbrauch bei der Muskeltätigkeit 455, 604
— Zusammensetzung 121
Glykogenkörnchen in Leberzellen 89
Glykoproteïde 115
Granula: Begriff der 68
— als Protoplasmaeinlagerungen 88
Gregarinen: Sekretionsbewegung der 248
Greisenerscheinungen 362
Grundgesetz: biogenetisches . 30, 223
Graphische Methode: LUDWIGS . 24
Guanin 115, 118, 189, 191
Guaninkalk in Pigmentzellen 89, 191
Gymnotus electricus: Elektrische Säulen von 286

H.

Hämoglobin: chemische Formel des 109
— Eisengehalt des 115
— Kristalle von 111
HALLER: Elementa physiologiae corporis humani 17
— Irritabilitätslehre 18
— Präformationslehre 17
Halteria: Galvanotaxis von . . 490
HAMMEN: Ludwig van . . . 16, 214
Harnstoff als Produkt des Eiweifsumsatzes . . . 118, 175, 189
— Synthese in der Leber . . 177
— künstliche Synthese des . 23, 46
Harnsäure: als Produkt des Eiweifsumsatzes . . . 118, 175, 189
— Synthese in der Leber . . 177
HARVEY: Entdeckung des Blutkreisumlaufs 13
— De generatione animalium 13, 130
Hefezellen 5
— Gärungstätigkeit der . 120, 170
— Temperatur bei der Gärung 274
— Zellkern der 74
— Zymase aus 170
Hefepreſssaft: Zymase im . . . 170
VAN HELMONT 14
Hemmung: Erscheinungen der . 528
Hemiembryonen: Entstehung von 582
Heubazillus: Einfluſs der Temperatur auf das Wachstum . 418

Seite
Heubazillus: Verhalten der Sporen bei hoher Temperatur. 313
HERAKLIT: Kampf ums Dasein bei 8
HEROPHILUS 9
Herzmuskel: Arbeitsleistung des 262
— Anodenwirkung auf den . . 450
— Ermüdung des 493
— myogene Kontraktionen des 30
Hexamitus inflatus: als Geifselzelle 263
Hexosen 118
HIPPOKRATES: Bestandteile des menschlichen Körpers . . . 60
— Grundlegung der Arzneikunde durch 9
HIPPOKRATIKER: Pneumalehre der 9
Hippursäure als Produkt des Eiweifsumsatzes 118, 189
— Synthese der 177
Histolyse bei der Metamorphose der Fliegenmaden 346
— des Froschlarvenschwanzes 345
HOFFMANN: mechanisch-dynamisches System 16
Holothurie: schleimiger Zerfall bei 185, 357
Homoitherme Tiere 234, 273
Homunkulus: künstliche Herstellung des 60, 370
HUMBOLDT: Alexander von . . 19
Hunger: Gewichtsabnahme der Gewebe im 395
— Stoffwechsel im 293
— Stickstoffausscheidung im . 605
Hungerkünstler 295
Hyalopus Dujardini: körniger Zerfall bei 351
Hydra: künstliche Teilung der 61, 66
Hypnose: sogenannte tierische 383, 530
Hypoxantin 115, 118, 189

I.

Iatrochemische Schule 15
Iatromechanische Schule . . . 15
Ich: Komplex des 40
Idealismus: subjektiver 37, 49
Ignorabimus: Du Bois-Reymonds 34, 50
Immunität: Erscheinungen der . 385
Impatiens: Schleuderfrüchte der 249
Inaktivitätsatrophie 347, 377
Inanition: Stoffwechsel bei . . . 293
— Gewichtsabnahme der Gewebe bei der 295
Indigblau: Reduktion durch Traubenzucker 168
Induktionsstrom 438
— Unwirksamkeit auf Meeresrhizopoden 455
Individuum: Begriff des . . . 61, 67
— virtuelles 67
— reelles 67
Infusorien: Entdeckung der . . 16
Infusorien: Anabiose bei 139
INGENHOUSS 19
Innenwelt: Beziehung zur Aufsenwelt 49
Inotagmen: Engelmanns 609
Insekten: superfizielle Eifurchung bei 213
— Vielzellbildung bei der Eifurchung 213
Interferenz von Reizwirkungen. 526
Intussuszeption: Wachstum durch 131, 183
Invertase: Rohrzuckerspaltung durch 120
Jodwasserstoff: Energieumsatz bei der Synthese von . . . 231
Irritabilität als Charakter der Organismen 132
— Begriff der 18, 378
— der Muskeln 15
Irritabilitätslehre: Hallers . 17, 18
Isotrope Substanz der quergestreiften Muskelfaser . . . 259
— bei der Histolyse des Muskels 345

K.

Kältestarre 421
Kalorie: Begriff der 228
Kalorimetrie 47, 278, 598
Kalkkryställchen aus den Kalksäckchen des Frosches . . . 5
— Brownsche Molekularbewegung der 5, 237
Kalknadeln: Bildung von . 184, 188
Kalkoxalat in Pflanzenzellen . . 89
Kaltblüter (poikilotherme Tiere) 234, 273, 416
Kampf ums Dasein nach Darwin 202, 341
Kapillarkreislauf 236
Kaseïn 115
Katalyse: Begriff der 168
— des Wasserstoffsuperoxydes durch Platinmohr 168
— Vergleich mit Enzymwirkung 167
Katalysator: Ostwalds Definition des 168
Katophorische Wirkung des galvanischen Stromes . . . 492
Kation 281
Kausalität: Entstehung des Begriffes 39
Kausalitätsbedürfnis 2, 6, 33
— Entwicklung bei Kindern . 6
Keimung: Temperaturminimum für die 418
Keimbezirke: Lehre von den organbildenden 582
Keimesentwicklung 192, 338
Kern: Ruhestadium des 209
Kernkörperchen 97
Kernmenbran 97

Seite

Kernsaft 97
Keratin 116, 189
Ketohexosen 119
Kieselskelette von Radiolarien . 187
— von Diatomeen 188
Kinder: Entwicklung des Kausalitätsbedürfnisses bei . . . 6
— Lebensbegriff der 4
Kleisterälchen: Anabiose der . 139
Knochensubstanz: Sekretion der 183
Knorpelsubstanz: Sekretion der 183
Koagulation der Eiweifskörper . 112
— der Kieselsäure 112
Koagulationsnekrose 348
Kohlehydrate: Zusammensetzung der 118
Kohlensäure: Aufnahme durch die Pflanze 150
— Bildung im Tierkörper 179, 328
— Endprodukt der Atmung. . 188
— Spaltung in der Pflanzenzelle 172, 233
Kohlenwasserstoffe in Meteorsteinen 323
Kollagen 116
Kolliquation 349
Kolloidsubstanzen 111, 560
Kolonie als Individuum 64
Konchiolin 116
Konjugation der Infusorien. . 98, 216
— der Difflugien 98, 216
— Vorgang der 216
Kontinuität des Lebens 130
Kontraktilität: Begriff der. . . 250
— der Muskeln 15
Kontraktionsbewegungen: Begriff der 249
— Theorie der. 608
Körperwelt als Inhaltsbestandteil der Psyche 39
Korneïn 116
Korrelation der Geschlechtsorgane mit anderen Körperteilen 196
— der Zellbestandteile 558
Körnchenströmung bei Rhizopoden 236, 253
Kosmozoën: Lehre von den . . 322
Kraftlinien: magnetische 574
Kreatin 118
— als Nahrung der Pelzmottenraupe. 152
— im Muskel 178
Kreatinin 118
Kreuzbefruchtung von Echinus und Sphärechinus 542
Kristalle: Vergleich mit Organismen 127
Ktenophoren: Schwimmplättchen der 265
Kulturmensch: Kausalitätsbedürfnis des 5
— Lebensbegriff des 4
Kymographion: Ludwigs 24

Seite

L.

Labferment: Kaseingerinnung durch. 186
Lacrymaria: vivisektorische Zerteilung von 544
Laktase: Milchzuckerspaltung durch. 120
Lähmung: Begriff der 381
LAMARCK: Deszendenzlehre . . 28
Lampyris: Leuchten von. . . . 270
LAPLACEscher Geist: Fiktion des 32
LAVOISIER: Entdeckung des Sauerstoffes 19
Leben als Funktion der Erdentwicklung 342
— aktuelles und potentielles . 141
— Bildung des Begriffes . . . 3
— Entstehung auf der Erde 319, 335
— Kontinuität des . . 130, 324, 369
— Vergleich mit dem Feuer 228, 369
Lebensäther: Begriff des. . . . 108
Lebensbedingungen: allgemeine und spezielle 291
— äufsere und innere . . 291, 317
— Begriff der 290
Lebenselement. 133
Lebensmaterie: Begriff der. . . 108
Lebenskraft: Lehre von der 18, 19, 132, 133
— Wiederaufleben des Begriffes 31, 46
Lebensvorgang: schematische Definition des 538
Lebercapillaren: Amyloidmetamorphose der 359
Leberegel: Darmresorption bei . 156
Leberzellen: Granula der . . . 68
LEEUWENHOEK 15
Lekitine 118
Leucin 118
Leuchttiere: elektrische Reizung von. 455
— Wirkung des Lichtes auf . 430
Leukämie: Degeneration der Leukocyten bei. 347
Leukocyten: Aufnahme geformter Stoffe durch. 154
— Bakterien im Körper von . 89
— bei der Metamorphose der Fliegenmaden 462
— Chemotaxis der 460
— Degeneration der 347
— elektrische Reizung von . . 451
— Formveränderlichkeit . . . 81
— Nekrobiose von 353
— Schleimmetamorphose . . . 358
Liberkühnia: intrazellulare Verdauung bei 163
Licht: Produktion durch Leuchttiere 269
— Wirkung beim Assilimationsprozefs 233
LIEBIG: Justus von 23

Seite
Linin 97
Luftballonfahrt 314
Luftkalorimeter 278
Luftdruck: Einfluſs auf Organismen 314

M.

Mästung: Begriff der. . . . 293, 392
Magnetismus: Unwirksamkeit auf die lebendige Substanz . . 374
Magosphära planula als Zellenstaat 619
— Entwicklung von 222
Maiskorn: Keimung des 150
Macrobiotus Hufelandi 138
Makronukleus der Infusorien 98, 218
— Verhalten beim Hunger . . 294
Makrokosmos im System des Paracelsus 12
Makrosomen des Zellkerns . . . 99
MALPIGHI 15, 16, 27
Maltase: Malzzuckerspaltung durch. 120, 165
— Spaltung des α-Methyl-glykosids durch 170
Malzzucker 120
Masse-Raum-Zeitsystem 6
Maschine: der Körper des Menschen als 15
Materie: Wesen der 33, 43
Materialismus: Lehre des . . . 36
MAYOW 15, 19
Medusen: gefrorene 307
Meerschweinchen: Reflextonus der 383
Mesembryanthemum crystallinum 298
Mensch: Temperatur des 274
Metachronie der Flimmerbewegung 265
Metallalbuminate 113
Metaphysik 43
Meteorsteine: Organische Stoffe in 323
Methyl-glykosid: Spaltung durch Enzyme. 170
Mikrokosmus im System des Paracelsus 12
Mikroskop: Erfindung des . . . 15
Mikronukleus der Infusorien . . 218
— Verhalten beim Hunger . . 294
Mikrosomen des Zellkerns . . . 99
Milch: Ursache der weifsen Farbe 5
Milchsäure: Entstehung aus Eiweifs im Tierkörper 179, 189, 513
Milchsäuregärung 121
Milchzucker 120
Miliola: Schaumstruktur bei . . 93
Milzbrandbakterien 309
— Verhalten der Sporen gegen hohe Temperaturen 313
Mimosa: elektrische Reizung von 455
— mechanische Reizung von . 407
— Narkose von 399

Seite
Mimosa: Turgenszensbewegung der. 213
Mittelscheibe bei der quergestreiften Muskelfaser . . . 259
MOHL 27, 28
Molekularbewegung: Brownsche 236
— bei Closterium 237
— der Kalkkriställchen . . 5, 237
— in Speichelkörperchen . . . 237
Moneren: Haeckels 71, 322, 335, 340
Moniliforme Zustände der Neurondendriten 403
Monismus 36
Monosaccharide 119
Mucin: Bildung des 185
— biologische Bedeutung des. 186
— chemische Stellung . . 115, 122
Mucigen 185, 357
Mucor: Wachstum in konzentrierten Salzlösungen . . . 201
MÜLLER, JOHANNES als Vitalist 20, 47
— Begründung des Bellschen Gesetzes 20
— Handbuch der Physiologie. 22
— Lehre von der spezifischen Energie 22
— Psychologie und Physiologie 21
— seine Forschungsmethode . 58
— vergleichende Physiologie . 22
Multiplikator 275
Mumienweizen 139
Muskel: chemische Reizung des. 452
— elektrische Reizung des . . 452
— Ermüdung des 494
— mechanischer Tetanus . . . 414
— Narkose des 401
— rythmische Erregung des . 395
— Verhalten bei Sauerstoffentziehung. 305
— Wirkung des Lichtes auf . 429
Muskelbewegung 256
Muskelfaser: glatte und quergestreifte 257
Muskelfibrillen 257
Muskelkraft: Quelle der 602
Muskelsegment 259, 615
Muskelschreiber. 453
Muskelströme 283
Muskelzellen: Fadenform der. . 84
Muschelkieme: Flimmerepithel d. 456
Myelin. 632
Myopodien von Acanthocystis . 269
Myoïde der Infusorien 410
— elektrische Reizung der . . 452
Myographion 452
Myrianida: Fortpflanzung durch Teilung. 206
Myxomyceten als Syncytien . . 79
— Chemotaxis der 459
— Erstickung der 303
— Lähmung bei Sauerstoffmangel 612
— Phototaxis der 480
— Plasmodien der 79
— Rheotaxis der. 475

Seite
Myxomyceten: Sporen der . . . 80
— Thermotaxis der. 483
— Trophotaxis der. 460

N.

Nachwirkung der Reize 384
Nahrung: Begriff der. 291
Nahrungsaufnahme: Mechanismus der 562
— Modus der 153
Nahrungsauswahl bei Gewebezellen. 158, 564
— bei Colpodella und Vampyrella 159, 564
— Mechanismus der 564
Nahrungsvacuole der Amöbe . 155
Nährlösung für Pflanzen 150
Naja Haje 529
Narkose der Ganglienzellen . . . 402
— des Muskels 401
— der Noctiluca 401
— des Nerven 404
— Theorie der. 405
— von Amöben 400
— von Flimmerzellen 400
— von Mimosa pudica 399
— von Pflanzen 397
— von Pflanzensamen 398
— von Seeigeleiern 399
— von Stentor. 400
Narkotika: Begriff der 397
— Löslichkeitsverhalten der . 404
Naturerkennen: Begriff des . . 32
— Grenzen des 31
Naturforschung: Beziehung zur Philosophie 44
Naturphilosophie 20, 21
Nebenscheiben bei der quergestreiften Muskelfaser . . . 259
Nebenschliefsung: Prinzip der . 436
NEEFscher Hammer 439
Nekrobiose: Begriff der . . 144, 343
— Erscheinungen der 344
— nackter Protoplasmamassen 615
Nekrose: Begriff der. . . . 343, 347
Neoscopelus macrolepidotus. . 315
Neovitalismus 48
Nerv: Unermüdbarkeit des . . . 493
Nerven: trophische 378
— Narkose der 404
Nervenendigungen 635
Nervenendplatte: motorische. . 636
Nervenfortsatz 632
Nervenmark 632
Neubildungen: pathogene . . . 392
Neuron: Begriff des 632
— Plastizität des 402
— Schema des 631
Neuromuskelzellen 629
Niederschlagsmembran 182
Nisus formativus (Bildungstrieb) 19
NISSELsche Schollen der Ganglienzellen 498
Nitroglyzerin: Energieentwicklung bei der Explosion des 231

Seite
Nitroglyzerin: explosiver Zerfall des 133, 519
Nitromonas: Ernährung von . . 152
Noctiluca: chemische Reizung von 396
— elektrische Reizung von . . 455
— mechanischer Tetanus von 414
— Narkose von 401
— Wirkung des Lichtes auf . 430
Nukleïne: Färbung mit Kernfarbstoffen 125
— im Zellkern 125
— Resistenz gegen Magenverdauung 125
— Zusammensetzung der . . . 115
Nukleïnbasen 115, 189
Nukleïnsäuren: Zusammensetzung der. 115
Nukleoproteïde 115

O.

Objekttisch: heizbarer 417
OHMsches Gesetz 435
Öle als Sekrete. 187
Öltropfen: amoboïde Bewegung des 612
OKEN 20
Opalina als mehrkernige Zelle . 78
— Galvanotaxis von 491
— Kernvermehrung bei . . . 204
Optinum: Begriff des. . . . 375, 466
Orbitolites: Absterben kernloser Teilstücke 144
— Körnchenströmung 253
— Kugelbildung auf den Pseudopodien von 102
— mechanische Reizung von . 413
— Nekrobiose kernloser Teilstücke von 354
— polare Erregung von . . . 446
— Protoplasmaströmung . . . 253
— Reizleitung bei 388
— Stofftransport bei 388
— Thigmotaxis von 470
Organ als Individuum 64
Organoide der Zellen 87
Organisation: Begriff der. . . . 128
Organismen: Vergleich mit Kristallen. 127
— Vergleich mit Dampfmaschinen 128, 132
— Unsterbliche 365
Organphysiologie 52
Oszillarien: Anpassung an farbiges Licht 201
— Phototaxis von 480
— Sekretionsbewegung der. . 248
Oxydasen als Sauerstoffüberträger 169
Oxytricha: Galvanotaxis von . . 491
— Thigmotaxis von 473

P.

Päonia: Ölbildung in den Samen von. 174
Paläontologie als Stütze der Deszendenzlehre 336
Palingenie: Begriff der. 224

Seite

PARACELSUS: System des . . . 12
Paralinin 97
Paranukleïne 115
Paranukleoproteïde 115
Paramäcium: Arbeitsleistung der Flimmerbewegung von . . 268
— aurelia, spezifisches Gewicht von. 103
— bursaria, mit Zoochlorellen 90
— Chemotaxis von 467
— Galvanotaxis von 488
— Geotaxis von 477
— Inanitionserscheinungen bei 294
— Konjugation bei. 216
— mechanische Reizung von . 410
— Mechanismus der Achseneinstellung bei. 535
— polare Erregung von . . . 448
— pulsierende Vakuolen von . 89
— Thermotaxis von 484
— Thigmotaxis von 473
— Verhalten bei hohem Druck 315
— Vermehrung von 392
— Zirkulation des Protoplasmas bei 164
Parotis: Zellkerne bei Ruhe und Tätigkeit 497
Parthenogenese: Erscheinung der 206, 220
— künstliche. 220
Pelomyxa pallida 72, 95
Pelomyxa palustris: Ermüdung bei 493
— körniger Zerfall bei 350
— Lichtreizung von 426
— polare Erregung von . . . 446
— Überreizung von 505
Pelzmotte: Ernährung der . . . 152
Pentosen. 118
Pepsin 117, 162, 186
Pepton als Hydrat der Eiweifskörper 112, 163
— als Produkt der Eiweifsverdauung 162
— Schicksal bei der Resorption 175
Peranema als Geifselzelle . . . 263
— mechanische Reizung von . 409
— elektrische Reizung von . . 451
Perpetuum mobile. 42
Person als Individuum 64
Pferdespulwurm: Befruchtung . 218
— Reduktionsteilung der Samenmutterzellen. 214
— Zentrosom in den Samenzellen von 76
— Zellkerne von Samenmutterzellen. 97
Pflanzen: Ernährung der 149
— fleischfressende 186
Pflanzenfresser: Nahrung der 151, 192
— Verhalten beim Hunger . . 294
Pflanzenphysiologie als selbständige Wissenschaft. . . 26
Pflanzensamen: latentes Leben der 139, 299
— Narkose von keimenden . . 398

Seite

Pflanzensamen: Temperaturminimum für die Keimung . . . 418
Phagocyten 154, 346
Philosophie: Beziehung zur Naturforschung 44
Phosphor: Verhalten im reinen Sauerstoff 301
Phosphoreszenz bei chemischen Prozessen 272
Photometrie 480
Phototaxis. 478
φύσις: Begriff. 2
φυσιόλογοι 3
Physiologen: die jonischen . . . 8
Physiologie: Begriff 3
— Trennung in chemische und physikalische Richtung . . 23
— Vergleichende, JOHANNES MÜLLERS 22, 53, 54
Pieris brassicae: Spinndrüsenzellkerne 99
Pigmente: biologische Bedeutung der 187
Pigmentkörnchen als Protoplasmaeinlagerungen . . . 89
Pigmentmetamorphose 359
Pigmentzellen: Formveränderlichkeit der 82, 253
Pilze: Ernährung der 151
Plankton: Organismen des . . . 244
— Leuchtorganismen im . . . 411
Plasmodium der Myxomyceten . 79
Plasmolyse der Bakterienzelle . 73
— der Pflanzenzelle 242
Plastin. 116
Platinmohr: katalytische Wirkung des 168
Platinschwamm: Synthese von Wasser durch 171
Pleuronema: Galvanotaxis von . 490
— Lichtreizung von 427
— mechanische Reizung von . 410
Pleurotaenia: Phototaxis von. . 481
Pneuma: Begriff des 9
— Vergleich mit dem Sauerstoff 11, 19
Pneumalehre der Hippokratiker 9
— GALENS 11
Poikilotherme Tiere. . . . 234, 274
Polare Erregung: Gesetz der . 442
Polarisationsstrom 285, 433
Polkörperchen. 75
Polymerie des Eiweifsmoleküls . 112
— der Kieselsäure 112
Polystomella: Einfluſs des Kerns auf die Schalenbildung von 548
— Verdauung bei kernlosen Teilstücken 547
Polytoma: Galvanotaxis von . . 489
— Mechanismus der Achseneinstellung bei. 535
Polzellen: Bildung der 212
Postgeneration 582
Poteriodendron: Formdifferenzierung von. 588

Seite

Poteriodendron: Reflexe bei . . 629
Präformationslehre: Hallers . 17
Principium nervosum: Boerhaaves 16
PRIESTLEY: Entdeckung des Sauerstoffes 19
Primordialschlauch der Pflanzenzelle. 241, 255
Proteus auguineus. 295
Protisten als niedrigste Organismen 193, 340
— als Objekte der Zellularphysiologie 55
Protococcus: Stoffwechsel des . 192
Protophyten 340
Protoplasma als Emulsion . . . 103
— als morphologischer Begriff 85
— Entstehung des, nach Preyer 326
— Fehlen nativer Eiweifskörper im 116
— fibrilläre Struktur des . . . 91
— flüssige Beschaffenheit des. 100
— homogene Grundsubstanz des 90
— Lehre von der festen Struktur des 99
— Name nach Mohl 28
— Netzstruktur des 91
— Strömung des 100
— Tropfen und Kugelbildung des 100
— Verhalten kernloser Stücke 318, 546
Protoplasmaströmung bei Rhizopoden. 253
— bei Tradescantia 255
— Einfluſs der Temperatur auf die 419
— in Pflanzenzellen 255
— Verhalten bei Sauerstoffentziehung 303
Protoplasmatheorie: Max Schultzes 70
Protospongia Haeckelii: Differenzierung der Zellen bei . 625
Protozoën 340
Pseudonukleïne 115
Pseudonukleoproteïde. 115
Pseudopien der Amöben 251
— der Leukocyten 252
— der Rhizopoden 254
Psychomonismus 40
Ptomaine 190
Ptyalin 117
— Stärkespaltung durch . 165, 186
Pulskurve 24
Pyrenin 97
Pyrosoma: Lichtentwicklung von 270
Pyrophorus: Lichtentwicklung von. 270
— Spektrum des Lichtes von . 271
PYTAGORAS: Seelenwanderung bei 8

Seite

Q.

Quadratur des Zirkels 41
Quecksilbertropfen: Teilung des 129
— chemotaktische Bewegung des 614
Quellungsbewegungen 238

R.

Rädertierchen: Anabiose der . 138
Radiolarien: elektrische Reizung von 455
— Genese der Skelette. . . . 592
— Kieselskelette der. 178
— regelmäfsige Skelettform der 128
Raja clavata: pseudoelektrisches Organ von 286
Rankengewächse: Thigmotaxis der. 471
Rauschbrandbakterien 306
Reaktion: chemische, der lebendigen Substanz 511
Reduktionsproben des Zuckers. 119
Reduktionsteilung. 213
Reflexbogen 629
Reflexmechanismus der Infusorien 538, 629
— im Zellenstaat 630
Reflextonus des Frosches. . . . 384
— des Meerschweinchens. . . 383
Regeneration: als Teilvorgang der Assimilation 521
— Mechanik der. 589
— von Stentor Roeselii . . . 589
Reifungsprozeſs des Eies . . . 216
REIL 19
Reiz: assimilatorische. 524
— Begriff des 372
— chemische 390
— dissimilatorische 524
— elektrische 431
— Interferenz von 526
— Maximum, Minimum, Optimum 374
— mechanische 405
— photische 424
— thermische 415
— trophischer 376
Reizbarkeit: Begriff der 378
Reizintensität 374
Reizleitung: Begriff der 385
— im Nerven 386
— Geschwindigkeit der . . . 386
Reizqualitäten 373
Reizschwelle 376
Reservestoffe der Organismen . 293
Resorption: Begriff der . . 153, 161
— Mechanismus der 561
— Prozeſs der 30, 153
Rheinlachs: Verhalten im Hungerzustande 296
Rheochord: Du Bois-Reymonds . 437
Rheotaxis 475

Seite

Rhizoplasma: Einfluſs der Temperatur auf die Bewegung von 419
— Erstickung von 303
Rhizopoden: Formenveränderlichkeit der 81
— Körnchenströmung bei . . 236
Rhythmizität: der Flimmerbewegung 264
Richtungskörperchen: Bildung der 212
RITTER 19
Rohrzucker 120
Röhrenwürmer: Befruchtung bei 219
RÖNTGENsche Strahlen: Wirkung auf Organismen . . . 430
Rotation des Protoplasmas in Pflanzenzellen 255
Rückenmark: Einfluſs der Abkühlung auf 421, 503
Ruhestadium des Kerns 209

S.

Saccharomyces 5, 120
Salpetersäure: Stoffwechsel der, bei der Schwefelsäurefabrikation 134
Salze der lebendigen Substanz . 123
Samenkörner: trockene 4
Sandkörnchen in Amöben . . . 90
Sarkode als Zellinhalt 70
Sarkolemm 258
Sarkoplasma 257, 497
Sarkosomen 497
Sarzin 118, 189
Schachtelhalm: Phototaxis der Sporenzellen von 479
— Quellungsbewegungen der Sporen 240
Schaumstruktur bei Öltropfen . 92
— des Protoplasmas 92
Scheintod 137, 141
Schlangengift 191
Schlangenbeschwörer: Experiment der ägyptischen . . . 529
SCHLEIDEN: Begründung der Zellenlehre 28
Schleim: Bildung von 185
— chemische Stellung 115
Schleimmetamorphose: Erscheinungen der 356
Schleimzellen: Mucinbildung in 185, 357
Schliefsungsdauerkontraktion. 442
Schlitteninduktorium 439
Schmeifsfliege: ermüdete Muskeln der 496
Schmetterlinge: Unterkühlung der Säfte von 308
Schnecken: Verhalten in der Trockenheit 299
SCHOPENHAUER 41
Schwalbe: Temperatur der . . . 274

Seite

SCHWANN: Begründung der Zellenlehre 28
Schwefel: Veränderungen des geschmolzenen 131
Schwefelbakterien: Stoffwechsel der 296
Schwefelsäure: Darstellung der englischen 134, 168
Schwimmplättchen der Ktenophoren 265
Seeigel: Befruchtung der Eier . 219
Seelenlehre der alten Ägypter . 8
Seestern: Polzellenbildung bei . 212
Seifen 123
Sekretion: Begriff der 181
— Mechanismus der 561
Selaginella lepidophylla: Quellungsbewegungen bei . . . 239
Selbsterhaltungsfähigkeit . . . 62
Selbststeuerung des Stoffwechsels 523
Selektion: zellulare 626
Selektionslehre 28, 340
Selektionstheorie: DARWINS . . 202
Sensibilität des Nerven 18
SERVETO 13
Skelettsubstanzen: Sekretion der 182, 187
Solipsismus 40
Sonnenlicht: Spektrum des. . . 271
Spannkraft: Begriff der . . . 27, 225
SPALLANZANI 20
Spaltöffnungen: der Pflanze . . 189
Spaltpilze: als kernhaltige Zellen 71
Speicheldrüsen: Zustand des Kerns bei Ruhe und Tätigkeit 551
Speichelkörperchen: Molekularbewegung in 237
Spektrum des Lichtes von Pyrophorus 271
— des Sonnenlichtes 271
— verschiedener Medien . 428, 482
Spermatozoën: Befruchtung durch Extrakt von. 220
— Chemotaxis der 463, 465
— Entdeckung der 16, 214
— Fadenform der 84
— Formen der. 215
— Kernsubstanz der 73, 95
— Rheotaxis der 476
— Thigmotaxis der. 471
— vom Menschen 263
Spezialforschung 2
Spezifische Energie: Gesetz von der 21, 49
Spezifisches Gewicht der Zelle 103
Sphärechinus: Bastardierung mit Echinus. 542
Spiegelgalvanometer 275
Spindelfigur bei der Zellteilung. 210
Spinndrüsenzellen: Geweihform des Kerns 95
— Kernstruktur bei Pieris brassicae 99

Seite

SPINOZA: Lehre des 35
Spirillum undula: gefärbt . . . 73
— Vermehrung von 392
Spirillum: Chemotaxis von . . . 466
Spiritus animalis 13, 108
Spirochäten: Chemotaxis der . . 463
Spirogyra als Zellenstaat. . . . 625
— künstliche Amitose bei . . 210
— Narkose von 397
— Verhalten kernloser Teilstücke 548, 555
Spirostomum: Bewegung der Peristomwimpern 622
— Einwirkung von Äther und Chloroform 504
— Galvanotaxis von 490
— körniger Zerfall bei 350
Spongin 116
Spongiennadeln: Genese der . . 591
Spontaneität der Lebenserscheinungen 372
Sporen der Myxomyceten. . . . 80
Sporenbildung bei Bakterien. . 299
— bei Protisten 213, 368
Sprofspilze als kernhaltige Zellen 71
Spulwürmer: Sauerstoffbedürfnis der 306
Staat: als Individuum 64
STAHL: animistisches System . . 16
Stammbäume der Organismen . 339
Stammesentwicklung 192
Staphylococcus: chemotaktische Wirksamkeit der Stoffwechselprodukte von. 460
Stärke als Assimilationsprodukt der Pflanzenzelle 173
— in Chlorophyllkörpern . . . 173
— Zusammensetzung. 121
Stärkekörner: als Statolithen der Pflanzen 478
— angedaute 166
— in Pflanzenzellen 89, 121
Statolithenorgane der Tiere und Pflanzen 478
Steapsin: Fettspaltung durch 166, 186
Stentor: Fortpflanzung durch Teilung. 205
— mechanische Reizung von . 411
— Narkose von 400
— Regeneration von. 589
— Rosenkranzform des Zellkerns. 96
Stentor coeruleus: Myoidfäden bei 257
Stentor Roeselii: künstliche Teilung von 66, 318
Stephalia corona als Kolonie . 64
Stichopus: schleimiger Zerfall bei 357
Stickstoff als Sauerstoffüberträger 330
— chemische Eigenschaften des 329
Stickstoffausscheidung als Mafs des Eiweifsumsatzes . . . 190
Stickstoffbakterien: Ernährung der. 152, 292

Seite

Stickstoffgleichgewicht . 293, 391
Stoff: Gesetz von der Erhaltung des. 26
Stoffwechsel als Eigenschaft der lebendigen Organismen 134, 140, 333
— Beteiligung von Kern und Protoplasma am. 546
— der Eiweifsverbindungen . 145
— der Zelle beim Wachstum . 569
— Mechanik des, in der Zelle 553
— Selbststeuerung des 523
Stoffwechselgleichgewicht: Begriff des 292, 522
Stör: Vermehrung des 202
Strahlungsfigur bei der Zellteilung 571
— Nachahmung der 575
Stromschlüssel 434
Struktur der Gasflamme 589
— von Flüssigkeiten 587
Stylonychia: Einfluls niedriger Temperatur 422, 503
— Galvanotaxis von 491
— Wimperdifferentiierung . . 84
Substanz: SPINOZAS 35
SUSRUTAR: Verfasser des Ajur Veda 7
SWAMMERDAM 15
Symbole der Naturforschung . . 6
Syntonin 113

T.

Taktische Reizwirkung: Mechanismus der 532
Talg: biologische Bedeutung des 186
Teleologie: Fehler der 342
— im System GALENS 11
Temperaturgrenzen des Lebens 307
Temperaturmessung mit dem Thermometer 274
— mit thermoelektrischen Elementen 274
Temperatursprung bei Schmetterlingen 308
Tetanus des ermüdeten Muskels. 495
— des Muskels 452
— mechanischer 412
Tetanusbakterien 306
Thalassicolla nucleata: isolierter Zellkern von 541
— Leuchten bei chemischer Reizung 396
— Schleimsekretion bei . . . 406
— Sporenbildung bei. 368
— Vakuolen bei 88, 245
— Verhalten kernloser Teilstücke 547
Theoria generationis WOLFFS . 17
Theosophische Schule 14
Thermometrie 278
Thermotaxis. 483
Thigmotaxis 470
— Interferenz mit Galvanotaxis 491
Tiere: Ernährung der. . . . 149, 151

Seite

Tigroidschollen der Ganglienzellen 498
Tod: als Anpassungserscheinung 366
— Entwicklung des . 143, 343, 364
— Frage der Notwendigkeit des 365
— Moment des 142
— Ursachen des 360
Todesursachen: äufsere und innere 360
Totenstarre der Muskeln. . . 35, 142
Tonus: Begriff des 383
Torpedo marmoratus: elektrische Organe von 285
Toxalbumine 190
Toxine. 190, 500
Tradescantia: elektrische Reizung von 451
— Kugelbildung des Protoplasmas in den Zellen von . . 101
— Protoplasmaströmung bei . 255
— Zellen der Staubfadenhaare von. 88
Transpiration bei der Pflanze . 189
Traubenzucker: alkoholische Gärung des 120, 170
— bei der Stärkebildung in der Pflanze 174
— chemische Eigenschaften des 119
— Reduktion des Indigblaus durch. 168
TREVIRANUS 20, 27
Trophotaxis der Myxomyceten . 460
Trypsin 117, 186
— Eiweifsspaltung durch. . . 164
Tuberkelbazillus: Optimum des Wachstums 418
Tuberkulin 191
Turnfieber 499
Turgor: Begriff des 241
Tyrosin 118

U.

Überleben von Körperteilen . . 142
Ulothrix: Phototaxis der Schwärmsporen von. . . . 480
Unsterblichkeit der lebendigen Substanz 369
— Frage der körperlichen . . 365
Unterkühlung der Säfte von Schmetterlingen 308
Urmensch: Bildung des Lebensbegriffes durch den 3
Urnahrung: Begriff der 604
Urostyla grandis: Wimperbewegung bei. 267
Urvölker: Lebensbegriff der . . 4, 5
Urzeugung: Lehre von der 16, 20, 130, 320
Uterusschleimhaut: chemotaktische Wirksamkeit der . . 464

V.

Vakuolen: als Protoplasmaeinlagerungen 87
Vakuolen: pulsierende 87, 181
Vampyrella: Nahrungsauswahl bei 159, 564
Variabilität: individuelle. . 202, 340
Vaucheria: Fehlen nativer Eiweifskörper bei 115
— Kugelbildung des Protoplasmas bei. 101
Verdauung: Begriff der 161
— extrazellulare 161, 561
— interzellulare 161
— Prozefs der 30
Vererbung: Erscheinungen der . 194
— erworbener Eigenschaften 195, 341
— Mechanik der 592
Vererbungsstoffe 540
Verkalkung: Erscheinungen der 359
Verkürzungsrückstand 497
Verwandtschaft: Begriff der natürlichen 193
VESALIUS 13
Vie latente 141
Vita minima. 140
Vitalismus: Entwicklung des . 18, 45
— Johannes Müllers 20
Vitelline 115
Vorticella: chemische Reizung von 394
— mechanischer Tetanus bei . 414
— Nahrungsaufnahme bei . . 157
— Reflexe bei 629
— Stielmuskel von. 258
— Verhalten bei hohem Druck 315
— wurstförmiger Zellkern . . 96

W.

Wachstum als Grunderscheinung des Formwechsels 568
— der Kristalle durch Apposition 131
— der Organismen durch Intussuszeption 131
— der Zelle 569
— Prozefs des . . . 204, 523, 568
— über das Mafs des Individuums 204, 570
Warmblüter (homoiotherme Tiere) 234, 373, 416
Wärme: intramolekulare 226
— Regulierung bei Warmblütern 416
Wärmeäquivalent 228
Wärmeeinheit (Kalorie): Begriff der 228
Wärmemafs 228
Wärmeproduktion des Muskels 277, 455
Wärmestarre 423, 456
Wärmetönung: positive und negative 230
Wasser: Elektrolyse des 227
Wasserdruck: Einfluls auf Organismen 315
Wasserentziehung: Verhalten der Lebensprozesse bei . . 298

Seite

Wassergehalt der lebendigen Substanz 123
Wasserkäfer: Einfrieren von . . 308
Wasserkalorimeter 277
Wasserstoffsuperoxyd: Katalyse des 168
Weltformel 33
Wimperzellen 263
WÖHLER: Synthese des Harnstoffs 23, 46
WOLFF, CASPAR FRIEDRICH: Lehre von der Epigenesis . 17
Wüstenorganismen: Verhalten in der Trockenheit 299

X.

Xantin 115, 118, 189

Z.

Zelle: als Baustein der Organismen 27, 52
— als Elementarorganismus . 65
— als Forschungsobjekt der Physiologie 52, 56
— als Individuum 65
— als Sitz der Lebenserscheinungen 52
— Begriff der 70
— mehrkernige 78
— spezifisches Gewicht der . 103
— Stoffwechselmechanik der . 553
— TRAUBES künstliche 182
— Turgor der 24
Zellenstaat: Lebensbedingungen der Zelle im 618
— Tier und Pflanze als . . . 28
Zellentheorie: Begründung durch SCHLEIDEN und SCHWANN . 28, 70
Zellkern: achromatische Substanz des 97
— Alleinherrschertheorie des 540 ff.
— als allgemeiner Zellbestandteil 71
— bei Bakterien 73
— bei der Ermüdung 498
— bei Moneren 72
— bei Ruhe und Tätigkeit . 551 ff.
— bei Spermatozoën 73
— bei Sprofspilzen 73, 74
— chromatische Substanz des. 97
— Einfluſs auf das Wachstum der Zelle 549
— Entdeckung des 27, 71
— Geweihform bei Spinndrüsenzellen 95
— in der Eizelle von Dysticus 550

Seite

Zellkern: in den Eizellen von Insekten 550
— Kernkörperchen (Nukleolus) des 97
— Membran des 97
— Rolle des 540
— Struktur des 540
— Verhalten des isolierten . . 541
Zellknorpel mit zwei Zellkernen 78
Zellmembran 70
— Wachstum der 183
Zellsaft der Pflanzenzelle 241
Zellteilung bei Amöben 207
— direkte oder amitotische . . 207
— indirekte oder mitotische . 208
— Mechanik der 571
— Vorgang der 207
Zellteilungsmodell HEIDENHAINS. 577
Zelltod: Entwicklung des 143
Zellularpathologie RUDOLF VIRCHOWS. 25, 52
Zellularphysiologie: Notwendigkeit der 52
— vergleichende 56
Zentralisation im Zellenstaat . . 627
Zentralkörperchen. 75
Zentrosom 75
— als allgemeiner Zellbestandteil 76
— als Bestandteil des Kerns . 76
— bei der Kernteilung 209
— in den Samenzellen von Ascaris 76
— in der Eizelle. 75
— in Leukocyten 75
— in Pigmentzellen 75
Zentrotaxis 477
Zerfall: körniger 350
Zitteraal 286
Zitterrochen 285
Zirkulation des Protoplasmas in Pflanzenzellen 255
Zoochlorellen 90
Zooxantellen. 90
Zuchtwahl: natürliche 341
Zuckungskurve des Muskels . . 452
Zweckmäſsigkeit: Entstehung in der lebendigen Natur . . 198
Zwischenreaktion bei katalytischen Prozessen. 169
Zwischenscheiben der quergestreiften Muskelfasern . . . 259
Zygnema: Verhalten kernloser Teilstücke 548
Zymase: Traubenzuckerspaltung durch 170

Pierersche Hofbuchdruckerei Stephan Geibel & Co. in Altenburg.

WELLCOME LIBRARY INSTITUTE